59.06(43)N

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

LIBRARY OF THE AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

59.06.(43) N
ex

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

ZWANZIGSTER BAND.

MIT 23 TAFELN UND 74 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1893.

'05.21181. aug18.

Inhalt des zwanzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 28. April 1893.

Seite

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Von C. Scheel. (Mit Taf. I—III.) 1

Morphologische Studien an Tunicaten. I. Über das Nervensystem der Larven und Embryonen von Distaplia magnilarva. Von W. Salensky. (Mit Taf. IV u. V.) 48

Über den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Von C. Ph. Sluiter. (Mit Taf. VI.) 75

Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. Von E. Goeppert. (Mit 6 Fig. im Text.) 90

Neues über Mammartaschen. Von H. Klaatsch. 112

Zweites Heft.

Ausgegeben am 4. August 1893.

Nachträge zu »Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren«. Von W. Leche. (Mit 12 Fig. im Text.) 113

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. II. Über die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Von H. Klaatsch. (Mit Taf. VII u. 6 Fig. im Text.) 143

Untersuchungen über die Entwicklung der sog. »Ganglienleisten« im Kopfe der Vögelembryonen. Von N. Goronowitsch. (Mit Taf. VIII—XI.) . 187

Zur Phylogenie der Säugethierhaare. Von F. Maurer. 260

Über Marsupialrudimente bei Placentaliern. Von H. Klaatsch. (Mit 2 Fig. im Text.) 276

Drittes Heft.

Ausgegeben am 27. Oktober 1893.

Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Von C. K. Hoffmann. (Mit Taf. XII.) 289

Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Von G. Ruge. (Mit Taf. XIII—XIV u. 31 Fig. im Text.) 305

Seite

Zur Beurtheilung der Mesenterialbildungen. Entgegnung an Herrn Prof. Toldt. Von H. Klaatsch. (Mit Taf. XV.) 398

Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere. Von N. Goronowitsch. 425

Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugethiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere. Von F. Maurer. 429

Viertes Heft.

Ausgegeben am 8. December 1893.

Morphologische Studien an Tunicaten. II. Über die Metamorphose der Distaplia magnilarva. Ein Beitrag zur Geschichte der Metagenesis der Tunicaten. Von W. Salensky. (Mit Taf. XVI—XX und 1 Figur im Text.) 449

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. III. Säuger. Von F. Hochstetter. (Mit Taf. XXI—XXIII und 16 Figuren im Text.) 543

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule.

Von

Dr. C. Scheel.

Mit Tafel I—III.

Der ursprüngliche Zweck vorliegender Arbeit war, die Entwicklung der Rippen zu untersuchen und die Frage von der Homologie der Rippen und unteren Bögen ihrer Beantwortung näher zu bringen. Da aber ein Theil des bearbeiteten Materials (Rhodeus) in dem Gesammtaufbau der Wirbelsäule so außerordentlich modificirte und mit dem bei anderen Teleostiern (Salmoniden) gemachten Befunde divergirende Verhältnisse zeigte, dass sich nur schwer eine einheitliche Auffassung erzielen ließ, wurde auch auf die übrigen Theile der Wirbelsäule ihrer Entstehung und Ausbildung nach Rücksicht genommen.

Als Untersuchungsmaterial dienten Rhodeus amarus und mehrere Salmoniden: Bachforelle, Lachs, Saibling, Fischarten, welche in allen Stadien leicht zu erhalten sind. Zum Vergleich wurden Phoxinus, ferner junge Aale untersucht. Sie konnten aber nur zur Aufklärung weniger Fragen beitragen, da sie nicht in allen, sondern nur in einigen, weit aus einander liegenden Entwicklungsphasen zu beschaffen waren. Das Material wurde theils in 2%igem Sublimat 2—4 Stunden lang, theils in Chromessigsäure (Acid. chrom. 1% 25 Vol., Acid. acet. 2% 50 Vol., Aqua dest. 25 Vol.) 4—20 Stunden lang fixirt. Größere Thiere blieben zum Zweck der Entkalkung letzterem Reagens längere Zeit ausgesetzt. Beide Fixirungsmethoden bewährten sich gleich gut. Die Macerationsmittel und die für die Isolirung und histologische Untersuchung der Chorda und ihrer Membranen angewandten Reagentien werden bei den betreffen-

den Abschnitten angeführt und ihrer Wirkung nach besprochen werden. Es wurden in querer, frontaler und sagittaler Richtung Schnittserien angefertigt, ein Verfahren, welches zwar sehr zeitraubend, aber wohl allein im Stande ist, größere Genauigkeit zu ermöglichen und Fehler bei der Untersuchung auszuschließen. Zur Färbung diente Bismarckbraun und Böhmer'sches Hämatoxylin, seltener Borax- und Pikrokarmin. Bismarckbraun ist wegen der ausgezeichneten differenten Färbung von Bindegewebe, Knorpel und Knochen besonders geeignet. Die Serienschnitte wurden theils in Kanadabalsam, theils zum Zweck der Kontrolle in Glycerin aufbewahrt.

Herrn Prof. R. Hertwig sei an dieser Stelle für die mir zu Theil gewordene Anregung und freundliche Unterstützung während der Anfertigung dieser Arbeit mein aufrichtigster Dank ausgesprochen.

Die Chorda und ihre Membranen.

Phylogenetisch und ontogenetisch tritt bekanntlich das Achsenskelet der Wirbelthiere in zwei auf einander folgenden Ausbildungsstadien auf: Die Chorda dorsalis repräsentirt die primäre Stützachse des Wirbelthierkörpers, durch die Entstehung der Wirbelsäule wird das sekundäre und definitive Achsenskelet des Rumpfes geschaffen.

Nach ihrer vorübergehenden oder bleibenden Bedeutung erlangt die Chorda, eben so wie ihre Hüllmembranen, Scheide und Elastica, geringere oder größere Ausbildung. Ersteres ist der Fall bei den Amnioten, letzteres bei den Fischen. Auch in dieser Klasse zeigt sie deutlich eine verschiedene und abgestufte Entwicklung: bei Amphioxus, den Petromyzonten, Selachiern und Knorpelganoiden ist sie in Folge ihrer erhöhten Bedeutung mächtig entwickelt; bei Knochenganoiden und Teleostiern hat sie eine mehr embryonale Bedeutung und erfährt später, zumeist durch Knorpel, dann durch Knochen verdrängt, Rückbildung.

Die Chorda liegt als stabförmiger Zellstrang in der Längsachse des Wirbelthierkörpers, ventral vom Rückenmark und demselben parallel, und reicht, nach vorn in den Schädel übergehend, bei Knochenfischen bis zur vorderen Grenze des Mittelhirns, nach hinten bis zur Schwanzspitze. Sie ist durch mehrtägige Behandlung des frischen Objekts mit 15—20%iger Salpetersäure leicht und unverletzt zu isoliren und erscheint dann auf sehr frühem Stadium, so lange in ihrem Bereich noch kein Knochen gebildet ist, überall gleich dick. Nur in dem vorderen Theil, an der Stelle, wo sie abwärts in den Kopf

und hinten, wo sie aufwärts in die Schwanzflosse umbiegt, verjüngt sie sich plötzlich und endigt an beiden Seiten scharf zugespitzt. Die Chorda ist cylindrisch, im Querschnitt rund, zuweilen auch durch dorso-ventrale Abplattung oval oder verzerrt vierkantig, doch sind diese Formen wohl die Folge einer durch ungleiche Fixirung der umliegenden Gewebspartien hervorgerufenen Deformation. Wie zuerst Kowalevsky (29, 30) und nach ihm Calberla (4), Balfour (1), Hatschek (22), O. Hertwig (23, 24) und andere Autoren nachgewiesen haben, ist die Chorda ein Ausfaltungsprodukt des Darmblattes; die Anfangs ventral noch offene Chordarinne schließt sich später zu einem soliden Zellstrang mit ziemlich regelmäßiger Anordnung seiner Elemente. Derselbe liegt vorerst unmittelbar dorsal an der Darmwandung, bald wird er von dieser hinweggedrängt. Nunmehr tritt eine Vermehrung und unregelmäßige Lagerung seiner Zellen ein; sie werden von vorn nach hinten zu abgeplattet. Gleichzeitig beginnt die Vacuolisirung. Auf dieser Entwicklungsstufe befinden sich die jüngsten hier untersuchten Rhodeusembryonen von 3—4 mm Länge. Theils tragen die Chordazellen noch ihren ursprünglichen Charakter, theils treten in ihnen schon kleine Vacuolen auf, die, wie alle Autoren annehmen, mit einer homogenen, gallertig-durchsichtigen Flüssigkeit angefüllt sind, welche als ein Umwandlungsprodukt des Chordazellprotoplasma angesehen wird. Lvoff (33) bestreitet eine derartige Metamorphose des Protoplasma. Er behauptet, die Degeneration der Chordazellen sei begleitet von der Bildung eines gasförmigen Stoffes, der die Zellen aufblähe; diese enthielten also Luft und keine Flüssigkeit. Der oben geschilderte Umwandlungsprocess des Chordagewebes schreitet weiter fort: die vacuolenführenden Zellen werden allmählich größer und durch den Druck der in ihnen enthaltenen Substanz gegenseitig abgeplattet, sie erhalten polyedrische Gestalt (Fig. 1). Überwiegend sind in der Chordaachse die Zellblasen größer entwickelt, nach der Peripherie zu werden sie kleiner und gehen hier in eine epitheliale Zelllage über. Mit der fortschreitenden Vacuolisirung der Chorda nimmt naturgemäß das Zellprotoplasma immer mehr an Menge ab. Goette (13) sagt: »Durch den immer größer werdenden Druck der in den Vacuolenwänden enthaltenen Interstitialflüssigkeit schwindet die Anfangs an den Scheidewänden der Vacuolen zusammenhängende Protoplasmaschicht erst an einzelnen Stellen, dann immer mehr, schließlich vollkommen, so dass die Kerne nunmehr frei an den Vacuolenwänden liegen.« Er gelangt dadurch zu der Ansicht, »dass die zellige Natur dieser vacuolenführenden

Chordaelemente verloren gegangen sei«. Jene Behauptung erwies sich eben so wie diese daraus hergeleitete Folgerung bei meinem Teleostiermaterial als irrig. Zwar ist in den Chordazellen an manchen Theilen der Wandungen der Protoplasmasaum nicht zu erkennen oder vielleicht auch geschwunden, aber er fehlt nie vollkommen. An der einen oder anderen Stelle war er immer nachzuweisen; auch konnte ich deutlich wahrnehmen, dass die Kerne nicht frei liegen, sondern eingebettet in das feinkörnige Protoplasma, welches als dünne Lage an den Zellwandungen sich hinzieht und nur da, wo es den Kern umgiebt, zu einer etwas beträchtlicheren Schicht angesammelt ist (Fig. 1, Fig. 5). Übrigens ist das Protoplasma der Chordazellen nur schwer färbbar und desswegen nicht leicht zu erkennen, doch tritt es nach Anwendung verdünnter (5%iger) Salzsäure deutlicher hervor.

Es muss also für die Knochenfische der zellige Charakter der Chordaelemente aufrecht erhalten bleiben.

Die granulirten Kerne sind von der Fläche gesehen rund oder oval, von der Kante gesehen etwas abgeplattet. Sie haben ungefähr linsenförmige Gestalt und einen Flächendurchmesser von 4 μ. Sie liegen, von Protoplasma umgeben, sehr häufig in den Ecken, wo mehrere Zellwände zusammenstoßen, nehmen Hämatoxylin, Bismarckbraun und Karmin leicht auf und sind daher nicht zu übersehen.

Die Untersuchung sehr junger Entwicklungsstadien des Rhodeus zeigt, dass die Chordazellen ursprünglich ohne deutlich erkennbare Intercellularsubstanz unmittelbar an einander liegen. Sie erhalten aber bald, ziemlich gleichzeitig mit der Vacuolenentstehung Scheidewände, Anfangs von geringerer, später von größerer Dicke. Dieselben sind stark lichtbrechend und doppelt kontourirt; sie scheinen bei Knochenfischen vollständig strukturlos zu sein und werden mit Bismarckbraun und Hämatoxylin leicht tingirt.

Das Vacuolengerüst der Chorda verhält sich gegen Säuren und Alkalien äußerst widerstandsfähig, in demselben Maße wie elastisches Gewebe. Essigsäure 5—30%, Salzsäure 5—10%, Salpetersäure 5—20% vermögen, letzteres Macerationsmittel selbst nach 6—10-tägiger Einwirkung, die Vacuolenwände nicht zu zerstören. Kalilauge 33% eben so wenig; erst wenn diesem Reagens Wasser zugegeben ist, tritt rasch ein Zerfall der Zellwände ein.

Lvoff erwähnt zwei Methoden, durch welche es ihm ermöglicht wurde, die Chordazellen zu isoliren, nämlich 0,1%ige Osmiumsäure oder Müller'sche Flüssigkeit. Weder durch Maceration mit Säuren und Kalihydrat, noch durch Zerzupfen unter dem Präparirmikroskop

gelang es mir, eine derartige Trennung herbeizuführen, dass eine zwei angrenzenden Zellen gemeinsame Wandung in zwei den beiden Zellen zugehörige Membranen zerlegt wurde, ein Beweis für die Festigkeit und Homogenität dieser intercellulären Substanz.

Die Bildungsweise derselben erklärt Goette dadurch, dass in Folge des Druckes die peripheren Protoplasmaschichten der verschiedenen Zellen, da wo sie an einander stoßen, zu festen, hautartigen Scheidewänden verschmelzen, an deren freien Flächen die Protoplasmaschicht liege. Ob die Zellwandungen Umwandlungsprodukte des Protoplasma der Chordazellen, oder was ungefähr dasselbe ist, membranöse Ausscheidungsgebilde der Chordazellen sind, dürfte wohl nicht so leicht festzustellen sein. Eben so wenig wie über die Entstehung ist auch über den histologischen Charakter des Vacuolengerüstes sowie der Chorda etwas Sicheres bekannt. Goette (13) hält ersteres für ein Analogon der Intercellularsubstanz des Knorpels, in direktem Widerspruch zu Kölliker (25), welcher noch in neuerer Zeit unter den Knorpelarten die Chorda der Embryonen und mancher ausgewachsener Fische als »Knorpel ohne Grundsubstanz oder Zellknorpel« aufführt. Doch stellten Retzius und Stenberg (40) durch histochemische Untersuchungen (Petromyzon) fest, dass die Chorda kein Knorpelgewebe ist — sie enthält kein Chondrin; dass sie kein Bindegewebe ist, — da Glutin fehlt; endlich enthält sie kein Mucin. Lvoff (33) bestreitet überhaupt die Anwesenheit einer Intercellularsubstanz in der Chorda; »deren Gewebe sei ein epitheliales und kein Bindegewebe«. Es ist hier noch die wohl allein dastehende Auffassung von Dursy (6) zu erwähnen, welcher annahm, »dass zwischen den Chordazellen eine helle, wässerige Intercellularsubstanz auftrete, welche sie aus einander dränge, ohne sie vollkommen zu isoliren. So entstehe ein Netz von Zellen, welches von runden oder ovalen Lücken durchsetzt sei. Irrthümlich wurde dieses Zellnetz für die Wände der Blasen gehalten«. Diese Ansicht wird hinfällig, wenn man berücksichtigt, dass Kerne und Protoplasma sich zwischen Wand und Blasen befinden und nicht im Inneren der Wand, dass daher das Wandnetz kein Zellnetz, sondern lediglich ein Vacuolengerüst sein kann.

1F Chordaepithel. Wilh. Müller (37) erwähnt bei der Chorda der Cyclostomen »eine dünne Schicht sehr kleiner flacher, mit deutlichen Membranen versehener Zellen, welche die Peripherie der Chorda bilden«. Retzius (40) fand bei Myxine »eine Schicht platter Chordaepithelzellen, an deren Stelle bei Acipenser Epithelzellen von hoher

ausgeprägter Cylinderform treten«. Eben so beschrieb Leydig (31) bei Acipenser innerhalb der Chordascheide zwischen dieser und dem Chordagewebe eine Schicht kleiner rundlicher Zellen. Bei Knochenfischen erwähnt zuerst Gegenbaur ein Chordaepithel. Auch Grassi (16, 17) führt »eine einfache dünne epitheliomorphe Schicht an, welche das Chordagewebe peripher umgiebt«. Ferner erwähnt Lvoff (33) ein Chordaepithel. Nur Goette bestreitet dessen Vorhandensein. Er sagt (13): »Die peripheren Schichten der Chordazellen, welche die Außenwand der Chorda bilden, verschmelzen während der Vacuolisirung zu einer kontinuirlichen Schicht, welche dicker ist, als die Protoplasmaschicht an den Scheidewänden und auch mehr Kerne enthält. In dieser Rinde sind keine Zellen mehr vorhanden, denn auch hier, in dem peripheren Theil der Chorda, sind Vacuolen entstanden, und die Protoplasmareste sind peripher in die Rindenschicht verlagert, wobei der größere Theil der früheren Zellkerne in diese Schicht hineingedrängt ist.« An anderer Stelle (15) urtheilt Goette folgendermaßen: »Die Rindenschicht der Chorda sei protoplasma- und kernreich. Das Vorkommen von Zellen hierselbst sei eine sekundäre Erscheinung, durch Sonderung des Protoplasma um die einzelnen Kerne entstanden. Er könne die regelmäßige Epithellage Gegenbaur's nicht finden; dieses Epithel sei weiter nichts als die peripher gelagerten Kerne und Protoplasma der Chordazellen.« Dann giebt Goette wieder zu, dass auf frühem Stadium in der Rindenschicht Zellen vorhanden seien, nach Auftreten der Bögen aber nicht mehr; hier lägen die Kerne frei. Er bestreitet desshalb für solche Stadien, wo die Bögen bereits gebildet sind, ein Chordaepithel.

Ich finde in Übereinstimmung mit Gegenbaur und den übrigen Autoren ein ganz deutliches, ziemlich regelmäßiges Chordaepithel. Die großblasigen Chordazellen nehmen nach der Peripherie zu an Größe ab; in den Zellen der Rindenschicht treten keine Vacuolen mehr auf; sie bleiben klein und werden einerseits durch den Druck, welcher durch die Aufblähung der axialen Vacuolen entsteht, andererseits durch den Gegendruck der perichordalen Gewebe abgeplattet und nehmen dadurch den Charakter eines eigentlichen Plattenepithels an. Die Hinfälligkeit der ersten Behauptung Goette's: »die Rindenschicht bestehe nur aus den peripher gelagerten Protoplasmaresten und Kernen der centralen Vacuolen« zeigt sich bei Betrachtung der Fig. 2, einen Querschnitt der Chorda darstellend aus der Vorderrumpfregion eines jungen Rhodeus, wo nur wenige Chordavacuolen

von zahlreichen Epithelzellen umgeben sind, letztere alle mit deutlichen Kernen versehen und deutlich von einander abgegrenzt. Auch die andere Behauptung Goette's: »Die Rindenschicht sei keine Epithellage, sondern nur eine Summe von Kernen, um welche sich Protoplasma gesondert habe« wird durch jenen Querschnitt, noch mehr aber durch Fig. 3 widerlegt. Letztere giebt einen Flächenschnitt durch die Chorda eines 7 mm langen Rhodeus wieder. Die polygonalen abgeplatteten Epithelzellen lassen deutliche Abgrenzung und spärliche Kittsubstanz zwischen sich erkennen. Über ihnen sieht man die Vacuolenwände. Endlich habe ich die Chorda einer Forelle, bei welcher schon die Knorpelbögen gebildet waren, frisch herauspräparirt und mit einer 1%igen Lösung salpetersauren Silberoxyds behandelt. Schon nach kurzer Zeit traten die dunklen Silberlinien in der Kittsubstanz auf (siehe Fig. 4).

Das Chordaepithel ist immer einfach, nie geschichtet. Durch verdünnte Essigsäure wird es deutlicher gemacht. Die Zellen sind, wie schon gesagt, abgeplattet polyedrisch. Der Durchmesser ihrer Basis beträgt 9 μ. Ihr Protoplasma ist feinkörnig und wird durch Bismarckbraun, Karmin oder Hämatoxylin leicht gefärbt. Die Kerne sind rundlich bis oval und haben einen Durchmesser von 3—4 μ. Wenn das Charakteristische eines Epithels, wie man annimmt, in der Beschaffenheit und Anordnung seiner Elemente und in der Verbindung dieser unter einander liegt, dann wird die Bezeichnung »Epithel« mit vollem Recht auf die Chordarindenschicht angewandt.

Chordascheide. Das Epithel ist nach außen zu umgeben von der Chordascheide. Joh. Müller (36) beschrieb sie bei Cyclostomen und Fischen und unterschied eine innere, fibröse Ringfaserschicht und eine äußere häutige Bindegewebsschicht, welche bei Cyclostomen das Rückenmark umgiebt und bei höheren Fischen verknöchert. Er fasste also die skeletogene Schicht Gegenbaur's als einen Theil der Chordascheide auf. Kölliker (28) unterscheidet eine Elastica interna, Elastica externa und eine dazwischen liegende fibröse Hauptschicht, die cuticulare, bei Selachiern und Lepidosteus Zellen enthaltende, bei Cyclostomen, Ganoiden und Teleostiern zellenlose Chordascheide. Diese Angaben modificirte Gegenbaur. Er fand bei Knochenfischen und Ganoiden »eine radiär gestreifte, koncentrisch geschichtete, zellenlose Cuticularscheide«, welche von einer dünnen elastischen Lamelle umgeben ist. Die Chordascheide ist nach Gegenbaur ein Ausscheidungsprodukt des Chordaepithels, also eine cuticulare Bildung und diese Auffassung wird von den meisten späteren

Autoren getheilt. Nur Goette (13) und Lvoff 33) sind anderer Ansicht. Ersterer sagt: »Die Rindenschicht sei kein Epithel; sie bestehe nicht aus wirklichen Zellen, daher sei die Chordascheide nicht eine Cuticularausscheidung.« Lvoff erklärt sie für eine Bildung des perichordalen Gewebes: »sie bestehe aus fibrillärem Bindegewebe mit wenigen ovalen oder spindelförmigen Zellen«. Gegenbaur's Angaben werden durch die von mir untersuchten Salmoniden- und Rhodeus-Embryonen im Wesentlichen bestätigt. Deren Chordascheide enthält nie Zellen; sie ist einschichtig und erscheint bei schwacher Vergrößerung homogen, faser- und strukturlos. Bei starker Vergrößerung lässt sich auf Querschnitten die von Gegenbaur erwähnte quere Strichelung erkennen, bei Glycerinpräparaten besser, als bei solchen, die in Nelkenöl oder Kanadabalsam eingeschlossen sind (Fig. 5). Die radiären Streifen sind äußerst fein. Ihr gegenseitiger Abstand ist ungleich. Theils durchsetzen sie senkrecht die Scheide in ihrer ganzen Dicke, theils lassen sie sich, bald vom inneren, bald vom äußeren Rand der Scheide beginnend, nur eine kurze Strecke in diese hinein verfolgen. Die Bedeutung dieser queren Striche ist unbekannt. Gegenbaur hält sie für Porenkanälchen, welche Ausläufer des Chordaepithelprotoplasma enthalten und eine kommunikation desselben mit der Oberfläche der Cuticula ermöglichen. Retzius (40) deutet sie bei Selachiern in demselben Sinne. Er schließt sich in Bezug auf die Cyclostomen der Meinung W. Müller's an, dass die Chordascheide von radiär verlaufenden Fibrillen durchsetzt wird. Dass man es hier mit Fasern zu thun hat, scheint auch für die Knochenfische zutreffend: denn die Querstriche enthielten trotz mehrfacher Behandlung der Scheide mit Argentum nitricum nie metallisches Silber, was aber der Fall sein müsste, wenn sie Poren- oder Saftkanälchen sind. Mit elastischen Fasern haben wir es wohl auch nicht zu thun, denn die radiären Striche verschwinden nach Zusatz von 5 % iger Essigsäure. Sie stellen also wohl Bindegewebsfibrillen dar. Als deren Entstehungsort hat wohl die skeletogene Schicht zu gelten. Retzius (40) und Wilh. Müller (37) beschreiben bei Myxine ferner eine netzförmige Strichelung. Derartiges weist die Scheide der Knochenfische nicht auf. Dagegen zeigt sie die von Gegenbaur gleichfalls erwähnte koncentrische Schichtung, nach dem genannten Autor »der Ausdruck eines mit Unterbrechung vor sich gehenden Wachsthums«. Ich finde diese ziemlich scharf kontourirte, koncentrische Faserung auch bei jüngeren Thieren, im Gegensatz zu Cartier (5), nach dessen Untersuchungen (Lachs) sie erst unmittelbar vor der

Bildung des Wirbels auftreten soll, am dichtesten da, wo der Wirbelkörper sich zu bilden anfängt.

Die Chordascheide wird, wie auch andere cuticulare Bildungen durch Hämatoxylin, Karmin oder Anilinfarben nur schwach tingirt. Sie ist hell durchsichtig. Es lassen sich bei der isolirten Chorda, gefärbt oder ungefärbt, unter der Scheide die Kerne des Epithels, sowie die Vacuolenwände deutlich erkennen. Die Scheide ist bei Forellenembryonen von 20—24 mm Länge 3 μ dick. Nach Zusatz von Essigsäure quillt sie auf bis zur doppelten Stärke, kehrt aber nach Entfernung der Säure zu ihrem früheren Volumen zurück. Durch mehrtägige Behandlung mit schwacher Salpetersäure wird sie in einen andauernden Quellungszustand versetzt. Nach Anwendung von Kali causticum 33% quillt sie gleichfalls auf, wird aber durch dieses Reagens rasch macerirt.

Die erste Entwicklung der Chordascheide war nicht zu beobachten. Sie beginnt wohl zu der Zeit, wo die peripheren Chordazellen sich epithelartig anordnen, geht jedenfalls aber sehr frühzeitig vor sich, denn schon bei Rhodeusembryonen von 3—4 mm Länge zeigt sich auf Querschnitten das Epithel von einer sehr dünnen Begrenzungslinie umgeben, welche Säuren und Kalilauge gegenüber sich in derselben Weise verhält, wie die Chordascheide älterer Stadien. Die Ausbildung und das Wachsthum jener feinen Membran zu ihrer späteren Mächtigkeit ist leicht zu verfolgen.

Die elastischen Membranen. Eine innere elastische Membran wurde nachgewiesen bei Acipenser (homogen), bei Acanthias und anderen Selachiern (gefenstert), dann bei Dipnoern. Kölliker erwähnt sie bei Knochenfischen, desgleichen Lotz (Salmo) (32). Mein Untersuchungsmaterial weist nichts auf, was für die Anwesenheit einer Elastica interna spräche, und ich glaube mich berechtigt zu behaupten, dass sie bei Teleostiern überhaupt nicht vorhanden ist. Zwar findet sich bei jungen Forellen, wenn auch schwach angedeutet, auf Querschnitten zwischen der Chordascheide und dem Epithel eine dunkle Grenzlinie, die nach längerer Behandlung mit Salpetersäure deutlicher hervortritt. Wie ich vermuthe, haben Kölliker und Lotz diese Linie für eine elastische Lamelle gehalten. Ich konnte aber deutlich beobachten, dass wir es hier nicht mit einer Membran zu thun haben, denn die betreffende Linie ist nur einfach kontourirt; wir sehen vielmehr in dieser den optischen Ausdruck der Grenzkontour zwischen Scheide und Epithel.

Ganz unzweifelhaft ist dagegen eine Elastica externa vorhanden.

Sie scheint bei allen Fischordnungen vorzukommen. Retzius erwähnt, »dass sie bei Cyclostomen mit queren, glänzenden Linien und netzartiger Zeichnung versehen ist; bei Acipenser und Haien trete sie als gefensterte Membran auf«. Leydig beschreibt bei Acipenser »eine auf dem Querschnitt weißlich aussehende Elastica externa, die, von der Fläche gesehen, streifig erscheint und in Fasern sich zerspalten lässt. Kölliker, Gegenbaur und Grassi (16, 17) erwähnen die äußere elastische Lamelle der Knochenfische. Nach Cartier (5) ist bei Forellen »die Elastica in Längsfalten gelegt und erscheint auf Querschnitten in der Form einer Krause. Die Verknöcherung der Wirbelsäule tritt in dieser Membran auf; es findet daselbst Ausscheidung des osteoiden Gewebes statt; dieses verdrängt die Elastica und tritt an ihre Stelle«. Goette (15) schließt sich in so fern Cartier an, als auch er die Verknöcherung in die dünne Haut verlegt, welche die Chordascheide umgiebt; wie sich aber aus seinen Untersuchungen an Hecht und Lachs herausstelle, »sei jene Membran keine homogene Elastica, sondern eine aus Zellen zusammengesetzte Schicht, daher eine echte äußere Chordascheide, wie sie bei den Plagiostomen vorkomme. Ihre Zellen seien abgeplattet und auf Querschnitten schwer zu erkennen«. Lvoff (33) endlich sagt: »die Elastica externa bestehe aus elastischen Fasern, welche koncentrisch um die Chorda angeordnet und fest mit einander verbunden sind«.

Durch diese so widerspruchsvollen Ansichten war ich veranlasst, die fragliche Lamelle bei Salmoniden und Cyprinoiden (Rhodeus, Phoxinus) noch einmal zu untersuchen, und gelangte dadurch zu folgendem Resultate: Die Chordascheide wird nach außen von einer zellenlosen, hellglänzenden, stark lichtbrechenden, scharf doppelt kontourirten und überall gleich dicken Membran umgeben, welche sich durch ihr Verhalten Säuren, Alkalien und Farbstoffen gegenüber als elastische Lamelle erwies. Setzt man zu ungefärbten Querschnitten aus dem Rumpfe obiger Fische schwache Salz- oder Salpeter-, noch besser Essigsäure, so quillt die Chordascheide bis zur Durchsichtigkeit auf, und es tritt an ihrem äußeren Rand die sich scharf abhebende Grenzmembran hervor (Fig. 5 *Ee*). Sie wird durch die genannten Reagentien nicht im geringsten angegriffen; eben so wenig durch Kalilauge, 33%; sie tritt hierdurch gleichfalls scharf hervor, indem die in der Nähe liegenden Gewebe theils quellen, theils (Scheide, Knorpel) bald macerirt werden. Die Grenzmembran wird erst nach lang andauernder Einwirkung von Kalihydrat unter Erhöhung der Temperatur auf 55°, oder auch nach Verdünnung der

Kalilauge mit Wasser zerstört, aber viel später als alle übrigen Gewebe. Sie wird durch Hämatoxylin, Bismarckbraun, Karmin und Fuchsin im Gegensatz zur Scheide intensiv tingirt und behält die aufgenommene Farbe nach Zusatz der genannten Säuren und der Kalilauge längere Zeit bei. Neben ihrem Widerstand gegen diese Reagentien und neben ihrem Verhalten Farbstoffen gegenüber, besitzt diese Membran, wie anderes elastisches Gewebe, einen hohen Grad von Festigkeit und Elasticität. Wenn sie durch Zerzupfen von der Scheide isolirt wird, dann rollt sie sich ringförmig auf; eben so, wenn sie mit der Scheide zusammen von dem Chordagewebe getrennt wird; in letzterem Falle aber immer in der Weise, dass die Elastica den kleineren inneren Kreis bildet. Dieser Umstand deutet wohl ebenfalls auf den elastischen Charakter jener Membran hin.

Auf Flächenansichten erscheint die Elastica externa als homogene Haut; auf Querschnitten zell- und strukturlos. Bei Rhodeusembryonen von 7 mm Länge zeigten sich auf Querschnitten in der Randschicht der Scheide feine, dunkle, scharf kontourirte Linien, welche aus der Elastica hervortraten. Sie wurden durch Säurezusatz deutlicher gemacht. Man hat in ihnen wohl feine elastische Fäserchen zu erblicken, welche wahrscheinlich mit der Bildung der Elastica in Zusammenhang stehen; denn man kann die Anlage der letzteren doch nur durch eine Verschmelzung von netzförmig angeordneten elastischen Fasern erklären. Auch ist anzunehmen, dass die außerhalb der elastischen Membran liegende, langgestreckte Spindelzellen enthaltende Bindegewebsschicht (die innerste Lage der skeletogenen Schicht) die Matrix der Elastica resp. der sie bildenden Fasern darstellt. Wenn sich über die Entstehungsweise der Elastica nichts feststellen ließ, so konnte doch der Zeitpunkt ihrer Bildung konstatirt werden. Bei Rhodeus von 3—5,5 mm war sie noch nicht vorhanden; bei 7 mm langen Thieren trat sie als unmessbar feine Grenzlinie hervor. Sie wird sehr langsam stärker, bei Forellen von 24 mm betrug ihre Dicke kaum 1,5 μ.

Die Elastica liegt unmittelbar auf der Scheide, mit dieser fest verbunden. Wie oben erwähnt, giebt Cartier an, dass die Elastica bei Salmo in Längsfalten gelegt ist, dass sie auf Querschnitten krausenförmig erscheint. Das ist aber weder bei Cyprinoiden noch bei Salmoniden der Fall. Querschnitte durch die Chorda von Thieren, welche in Alkohol, Sublimat oder Chromessigsäure konservirt waren, zeigten immer, dass die Elastica glatt auf dem runden äußeren Rand der Chordascheide aufliegt. Wenn aber aus solchen Präparaten die

Konservirungssäure nicht genügend ausgewaschen war, oder wenn von frischem Material die Chorda herauspräparirt, und durch andauernde Behandlung mit 10%iger Salpetersäure die Scheide in einen bleibenden Quellungszustand versetzt wurde, dann lag die Elastica eng angepasst an die peripher überall ausgebuchtete Chordascheide in »Krausenform« um diese herum (Fig. 6 *Ec*), welchem Zustand auf einem Flächenbild die parallelen Längsfalten der Elastica entsprechen. Es geht daraus hervor, dass die wellige Form der Elastica nur durch die Quellung der Scheide bedingt ist.

Die skeletogene Schicht und die Entstehung des Knorpels.

Mit der fortschreitenden Entwicklung der Fische verliert die Chorda ihre Bedeutung als Stützachse; sie wird atrophisch und es tritt an ihre Stelle die Wirbelsäule, ursprünglich bindegewebig, dann knorpelig, endlich knöchern sich anlegend. Dieses Achsenskelet ist ein Produkt des Zwischenblattes, während die Chorda von dem inneren Keimblatt herstammt. Es sind also zwei Keimschichten an dem Aufbau der Stützachse betheiligt, das frühe Entoderm bei der Entwicklung der provisorischen und das spätere Mesenchym bei der des bleibenden Skelettes.

Das phylogenetisch und ontogenetisch ursprüngliche »häutige« Stadium der Wirbelthierachse wird repräsentirt durch das skeletogene Gewebe Gegenbaur's. Dieses ist bei Rhodeusembryonen von 3 mm Länge noch nicht vorhanden. Hier reicht die Chorda dorsal noch an das Nervenrohr, ventral an das Entoderm, seitlich wird sie von den Ursegmenten begrenzt. Wie neuere Untersuchungen von Rabl (39), Rückert (41) und Ziegler (44) gezeigt haben, geht die skeletogene Schicht aus der medialen Wand der Somiten hervor, und zwar aus ihrem mittleren, Sklerotom genannten Abschnitt, der dorsal von dem Myotom, ventral von dem Gono-Nephrotom begrenzt wird. An dem mir zur Verfügung stehenden Material vermochte ich über ihren Ursprung nichts Näheres festzustellen. Bei Rhodeus von 4 mm Länge ist die skeletogene Schicht schon zu finden, wenn auch noch schwach entwickelt; sie besteht hier aus nur wenigen, im Umkreis der Chorda liegenden embryonalen Zellen (Fig. 1), nimmt aber nunmehr durch Theilung dieser an Menge schnell zu. Bei Rhodeus von 6 mm Länge ist sie vollständig ausgebildet; sie besteht aus äußerst zahlreichen, kleinen, rundlichen, embryonalen Bindegewebszellen mit weniger Zwischensubstanz. Sie umgiebt sowohl den Chordastrang wie auch

das Medullarrohr mit einem 8förmigen Doppelring, welcher die Ligamenta intermuscularia als Ausläufer in die zwischen den Myomeren befindlichen Spalten ausschickt. Diese Gewebsstreifen, welche den zur Längsachse des Thieres parallel verlaufenden Fasern der Seitenmuskeln zur Insertion dienen, endigen außen nicht frei, sondern gehen ohne sichtbare Grenze, anscheinend kontinuirlich über in die parallel der Körperoberfläche auf der Muskulatur aufliegenden Mesenchymzellen, die aus dem Cutisblatt differenzirt worden sind (Fig. 7).

Die skeletogene Schicht bildet die Grundlage, aus der theils das eigentliche Bindegewebe, theils die Häute des Gehirns und Rückenmarkes, theils der Schädel und das axiale Skelet mit allen seinen Anhängen und Theilen: obere Bögen und Parapophysen, Rippen, Fleischgräten, Dornfortsätze, Flossenstrahlenträger, untere Bögen und Wirbelkörper hervorgehen. Zu diesem Zwecke wird das skeletbildende Gewebe in mehrfacher Hinsicht differenzirt. Erstens verwandelt es sich, indem seine Zellen sich vergrößern und Spindelform annehmen, während gleichzeitig reichlichere Intercellularsubstanz ausgeschieden wird, und Fibrillen darin auftreten, zu typischem Bindegewebe. Dieses bleibt dauernd oder temporär unverändert in den Intermuscularsepten und an den Stellen, welche zwischen den später auftretenden knorpeligen Bögen sich befinden. Andere Veränderungen geht die skeletogene Schicht da ein, wo später Knorpel entsteht. Hier treten die embryonalen Bindegewebszellen zahlreicher auf. Sie liegen in spärlicher Zwischensubstanz eingebettet. Von dem umgebenden Bindegewebe heben sich solche Stellen durch intensivere Färbung scharf ab. Indem die Zellen hier größer werden und deutliche Membranen erkennen lassen, entsteht als Übergangsform der Vorknorpel. Aus diesem entwickelt sich der eigentliche hyaline Knorpel dadurch, dass die Zellen des Vorknorpels durch Druck und gegenseitige Abplattung die charakteristische Form der Knorpelzellen annehmen, während die Zwischensubstanz des Vorknorpels unter Bildung von Chondrin zur Grundsubstanz des hyalinen Knorpels wird. Auch die Grenze zwischen Vorknorpel und Knorpel ist leicht zu erkennen, indem die Knorpelzellen in Folge der Behandlung mit Säuren und Alkohol schrumpfen und die Knorpelhöhlen nicht ganz ausfüllen. Der Knorpel kann nun auf doppelte Weise entstehen: einmal aus embryonalem, dann aus fibrillärem Bindegewebe. So geht z. B. der Knorpel der Parachordalia, resp. sein Vorknorpel direkt aus indifferentem Gewebe hervor; die Bögen dagegen entstehen eben so wie die Rippen im Bereich der Intermuscularligamente, also da, wo

schon fibrilläres Bindegewebe vorhanden ist; sie entwickeln sich demgemäß aus differenzirtem Bindegewebe.

Die Knorpelbildung beginnt im Kopf und schreitet nach hinten fort, naturgemäß also auch die Bildung des Vorknorpels und des Bindegewebes aus dem embryonalen Gewebe. Bei Rhodeus von 6,5 mm Länge sind die Parachordalia aus Vorknorpel gebildet; dieser ist im Begriff, sich in Knorpel umzuwandeln; einzelne Knorpelzellen treten direkt im Umkreis der Chorda schon auf. Bei Rhodeus 7 mm ist der Knorpel noch beschränkt auf die Gegend der Prae- und Parachordalia. Im Bereich der Wirbelsäule wird die Chorda und das Rückenmark von der skeletogenen Schicht allein umgeben. Während aber bei dem früheren Stadium diese gleichmäßig ausgebildet war, zeigt sie hier bei Rhodeus 7 mm schon die zukünftige Segmentation angedeutet: an den Stellen nämlich, wo später die Knorpelbögen sich entwickeln, sind die Zellen der skeletbildenden Schicht viel reichlicher aufgetreten als an den dazwischen liegenden Partien. Die Bögen sind also bindegewebig vorgebildet; ihre Basis wird durch ein scharf umschriebenes Häufchen von Zellen, der Bogenschenkel durch einen faserigen Bindegewebsstrang angedeutet.

Bevor ich zur Entstehung der Bogensyteme übergehe, halte ich es für angebracht, kurz zu erklären, was unter dieser oder jener der von mir angewandten Bezeichnungen zu verstehen ist. Denn wie in vielen anderen Zweigen der Morphologie existirt auch hier ein großer Überfluss an Namen: theils bezeichnen mehrere derselben immer das gleiche Gebilde, theils wenden verschiedene Autoren die gleiche Bezeichnung auf ganz andere Bildungen an.

Der Ausdruck: Obere Bogen, Neurapophysen, Neuralbögen wird in dem bisher üblichen Sinne gebraucht.

Die Gebilde, welche häufig als Hämapophysen, Hämalbögen, untere Bögen, Basalstümpfe, Pleurapophysen, Parapophysen. Seitenfortsätze, Querfortsätze bezeichnet werden, nenne ich nach Gegenbaur's Vorgang Parapophysen, seitliche Fortsätze. Darunter ist also das Bogensystem zu verstehen, welches im Rumpf die Rippen trägt, welches nach hinten zu immer mehr konvergirt und im Schwanzabschnitt den Caudalkanal umschließt.

Rippen werde ich die distalen Theile der Parapophysen nennen, von dem Zeitpunkt an, wo sie von den Parapophysen abgegliedert werden.

Unter Hämapophysen oder unteren Bögen endlich glaube ich solche Gebilde verstehen zu müssen, welche den Zweck haben, Gefäße zu umschließen, so die ventralen Bogen im Schwanz der Urodelen und die ihnen homologen Bildungen, welch' letztere jedoch bei Knochenfischen nicht vorzukommen scheinen, mit Ausnahme der Cyprinoiden (Rhodeus), wo sie sich im Vorderrumpf neben den rippenabgliedernden Parapophysen vorfinden.

Die oberen Bogen, Dornfortsätze und Flossenstrahlenträger.

Bei Rhodeus von 8 mm Länge ist der erste Knorpel im Bereich der zukünftigen Wirbelsäule gebildet, und zwar in den Wirbelregionen des Vorderrumpfes. Hier findet sich auf beiden Seiten der Chorda in regelmäßigen Abständen je ein kleiner Knorpelhaufen (Fig. 9). Bei 7,5 mm langen Thieren liegt an dessen Stelle prochondrales Gewebe (Fig. 8). Durch das Auftreten jener Knorpelherde wird die erste Segmentirung des Rumpfachsenskelettes ausgedrückt. Als Ausläufer von ihnen sind in den vordersten Wirbelregionen bereits Neurapophysen und Parapophysen vorhanden. Beide Bogensysteme haben also eine einheitliche Basis. In diesem Punkte unterscheidet sich Rhodeus wesentlich von allen bis jetzt untersuchten Teleostiern. Dass die gemeinsame Basis der oberen Bögen und Parapophysen einheitlich angelegt wird, und nicht als seitlich — dorsale und — ventrale Partie getrennt entstanden, erst später zu einem kontinuirlichen Knorpelhaufen verschmilzt, ist deutlich in den hinteren Wirbelbezirken des Vorderrumpfes zu erkennen. Auch lässt sich hier die Bildungsweise der Neurapophysen und Seitenfortsätze leicht verfolgen. Zuerst senden die Knorpelhaufen dorsale Ausläufer, die oberen Bogen aus, welche das Nervenrohr umgeben, kurz darauf die quer seitlich gerichteten Parapophysen.

Für beide Bogensysteme gelten folgende Regeln: Der meiste Knorpel wird in der Basis, also in der Nähe der Chorda gebildet; die knorpelige Basis entsteht auf beiden Seiten gleichzeitig; sie sitzt unmittelbar auf der Elastica externa, oder bei älteren Thieren, wo diese sowie die Chordascheide schon rückgebildet ist, auf einem die Chorda umschließenden Knochenring, dem amphicoelen, knöchernen Wirbelkörper. Obere Bögen, wie Parapophysen, entwickeln sich von vorn nach hinten zu.

Die Reihenfolge in der Anlage der einzelnen Theile und Anhänge der Wirbelsäule bietet ein treffliches Beispiel für den Paralle-

lismus zwischen der Stammes- und Individuum-Entwicklungsgeschichte. Die oberen Bögen treten als die ersten Theile des Rumpfachsenskelettes auf, viel früher als die Wirbelkörper, bei den Knochenfischen meist etwas früher als die Parapophysen, bei Rhodeus jedoch fast mit diesen zusammen. Diese gleichzeitige Bildung beider Bogensysteme, ihr gemeinsamer Bildungsherd, endlich die später zu betrachtenden Lagebeziehungen der Parapophysen zu den Neurapophysen machen ihre genetische Zusammengehörigkeit wahrscheinlich: gleichwohl müssen obere Bögen und Seitenfortsätze aus Gründen der übersichtlicheren Darstellung gesondert behandelt werden.

Wie bei den übrigen Cyprinoiden treten auch bei Rhodeus die vier ersten Wirbel vermittels ihrer oberen Bögen und Dornfortsätze resp. ihrer Rippen zum Gehörorgan in Beziehung und verbinden dieses mit dem Vorderende der Schwimmblase. Genannte Wirbelbestandtheile werden zu diesem Zwecke modificirt (Weber'scher Apparat): sie verlieren ihre funktionelle Bedeutung und bleiben desswegen hier unberücksichtigt.

Bei Rhodeus von 8 mm Länge reicht der Knorpel des oberen Bogens im 5. und 6. Wirbel etwa bis zu $^1/_3$ Höhe des Rückenmarkes; der obere seitliche und dorsale Verschluss über letzterem wird durch fibrilläres Bindegewebe bewirkt, welches in das Perichondrium der Neurapophysen übergeht. Die beiden folgenden oberen Bögen sind etwas kürzer; im 9. und 10. Wirbel ist der Knorpel allein auf die Basis der Bögen beschränkt, weiter hinten findet sich an Stelle des Knorpels noch Bindegewebe. Bei Rhodeus von 10 mm Länge hat der Knorpel in den entsprechenden Wirbelbezirken an Länge um Weniges zugenommen. Hier sind innerhalb jener Bindegewebsstränge, welche bei 8 mm langen Thieren die oberen Theile der Neurapophysen bildeten, sehr dünne Knochenspangen gebildet, deren untere Enden hutartig auf dem oberen Abschnitt der Bogen ruhen. Bei Rhodeus von 14—16 mm Länge ist das Maximum der Knorpelbildung in den Neurapophysen erreicht; sie endigen im 5. und 6. Wirbel etwas über der halben Höhe der Medulla. Die Knochenspangen, welche ihren oberen Abschluss bildeten, sind stärker geworden, nach unten gewachsen und umgeben den knorpeligen Theil wie ein Mantel. Auch in der Basis des 5. und 6. Bogens ist sehr viel Knorpel ausgebildet (Fig. 14). Sie reicht dorsal von der Chorda fast bis zur Medianlinie. Daselbst bleibt zwischen ihr und der der anderen Seite nur ein kleiner Spalt, welcher von den beiden Lamellen der periostalen Knochen-

rinde der Bögen ausgefüllt wird, welcher aber bei jüngeren Thieren noch skeletogenes Gewebe enthält. Seitlich geht die Basis der Neurapophyse kontinuirlich in die der Parapophyse über. Ich werde darauf bei Besprechung der letzteren zurückkommen. Der obere Bogenknorpel des 7. und 8. Wirbels endigt etwa in der Höhe der Centralkanales (Fig. 15). In den folgenden Wirbelbezirken werden die Bögen immer kürzer (Fig. 16), der Bogen des 13. und 14. Wirbels entwickelt nur noch wenige Knorpelzellen in seiner Basis. Vom 15. Wirbel an sind die Neurapophysen direkt knöchern gebildet (Fig. 17, 18). Sie werden also nur im Vorder- und Mittelrumpf knorpelig präformirt und der Knorpel nimmt von vorn nach hinten zu an Menge ab. Eine Ausnahme machen nur die letzten Caudalwirbel, indem hier plötzlich wieder viel Knorpel zur Entwicklung in den oberen Bögen gelangt. Diese reichen bis über das Niveau der Medulla. Bei Thieren von 17 mm Länge an beginnt der Knochenmantel des Bogens auf Kosten des Knorpels zu wachsen, und zwar tritt die Verdrängung des letztern zuerst auf in den oberen Theilen der Bögen und in den vorderen Bögen früher als in den folgenden. Bei Rhodeus von 21 mm Länge ist der obere Bogen des 5. Wirbels in seiner ganzen Ausdehnung rein knöchern, nur noch in seiner Basis ist, wie auch bei 25—35 mm langen Thieren, ein Rest des früheren Knorpels erhalten geblieben, was jedenfalls durch das hohe Alter dieses Gewebes und phylogenetisch zu erklären ist.

Die oberen Bögen des Vorderrumpfes sind konisch, die des Hinterrumpfes und Schwanzes cylindrisch. In letzteren Körperregionen sind sie mehr, im Vorderrumpf weniger nach rückwärts gebogen. Das obere Bogensystem bildet einen gemeinsamen Kanal für das Rückenmark und für das oberhalb desselben parallel verlaufende, als Ligamentum longitudinale superius beschriebene Gewebe. Dorsal von letzterem verschmelzen die knöchernen Spitzen der Neurapophysen zu einem langen, unpaar-medianen Stück, welches dem Dornfortsatz anderer Teleostier entspricht. Unabhängig von den Dornfortsätzen entwickeln sich die Träger der Rückenflosse; sie werden immer knorpelig präformirt und treten sehr frühe, schon bei 7 mm langen Thieren, als ziemlich dünne Knorpelbalken auf. Mit fortschreitendem Wachsthum des Thieres nehmen sie an Länge und Dicke zu. Bei Rhodeus von 16 mm Länge erhalten sie einen periostalen Knochenmantel, welcher später den Knorpel allmählich verdrängt. Die Träger der ersten Flossenstrahlen sind lang und stark ausgebildet. Sie reichen abwärts fast bis auf das Niveau des oberen Längsbandes.

Die weiter caudalwärts gelegenen Träger nehmen an ihrem ventralen Ende immer mehr an Länge ab; sie erreichen im Hinterrumpf und in der vorderen Schwanzregion nur noch die Spitzen der Dornfortsätze, mit diesen durch fibröses Gewebe verbunden. An beiden Enden sind die Träger der Rückenflosse verdickt, zum Zwecke der Articulation mit ihr, resp. mit den Processus spinosi. Meist kommt auf einen Dornfortsatz ein Flossenstrahlenträger.

Der erste, eigentliche Träger der Rückenflosse, welche sich über den Bereich des Mittel- und Hinterrumpfes und eines großen Theiles der Schwanzwirbelsäule erstreckt, ist an den Dornfortsatz des 10. Wirbels befestigt; aber sowohl bei Karpfen, wie bei Rhodeus finden sich auch in den vorhergehenden Wirbelbezirken knorpelig präformirte, später verknöchernde, rudimentäre Träger von Flossenstrahlen, ein Beweis für die frühere Ausdehnung der Rückenflosse über die ganze Länge des Teleostierrumpfes.

Bei den Salmoniden sind, noch ehe sie die Eihäute verlassen, die Neurapophysen zum Theil schon knorpelig gebildet. Eben ausgeschlüpfte Forellen von 15 mm Länge zeigen im Vorderrumpf bereits kleine, knorpelige obere Bögen, welche etwa die halbe Höhe des Rückenmarkes erreichen. Im Hinterrumpf und Schwanz liegt an Stelle des Knorpels noch Bindegewebe. Die Bögen nehmen rasch an Länge zu. Schon bei 16—17 mm langen Forellen erreichen sie im Vorderrumpf beinahe das obere Niveau der Medulla, im Hinterrumpf noch schwächer entwickelt sind sie etwa halb so hoch. Bei Thieren von 24—26 mm Länge ist relativ das größte Maß der Knorpelausbildung in den Neurapophysen erreicht. Diese überragen im Rumpf sowohl wie im Schwanzabschnitt das Rückenmark um die halbe Höhe desselben (Fig. 19). Am oberen Ende des Bogens geht sein Perichondrium in einen Streifen fibrillären Bindegewebes über, welches noch eine Strecke dorsalwärts sich weiter ausdehnt und in der Medianlinie mit dem bindegewebigen Bogenausläufer der anderen Seite verschmilzt. Die Spitze des Bogens wird nicht knorpelig, sondern direkt knöchern gebildet. Bei Forellen von 26 mm Länge ist daselbst eine dünne Faserknochenspange entstanden; das sie umhüllende Bindegewebe geht in das Perichondrium des Bogens über. Die Ossifikation des unteren Theiles der Neurapophyse geschieht, indem die knöcherne Bogenspitze nach unten wächst; dadurch wird von oben nach unten fortschreitend im Perichondrium des Bogens ein dünner Knochenmantel gebildet, welcher allmählich stärker werdend den Knorpel verdrängt. Ein Rest des letzteren kann längere Zeit in

der Bogenbasis persistiren. Zum Unterschied von Cyprinoiden (Rhodeus) werden bei Forellen erstens alle Neurapophysen knorpelig präformirt, zweitens kommt es in ihnen allen zur Ausbildung derselben Knorpelmenge. Die Basis der oberen Bögen sitzt überall dorsalseitlich von der Chorda; sie ist im Vorderrumpf etwas nach vorn und hinten, eben so seitlich nach rechts und links ausgebreitet, aber sie reicht nie über das obere Viertel der Chorda abwärts. Eben so bleibt dorsal zwischen den oberen Bogenbasen beider Seiten ein breiter Raum; es kommt überhaupt bei der Forelle bei Weitem nicht eine solche Menge von Knorpel zur Ausbildung in den oberen Bögen wie bei Rhodeus im Vorderrumpf, noch viel weniger aber zur Entstehung eines fast vollkommenen Knorpelringes um die Chorda wie dort. Die oberen Bögen des Vorderrumpfes sind konisch, die des Hinterrumpfes und Schwanzes, da ihre Basis an Ausdehnung abnimmt, cylinderförmig.

Die oberen Hälften der Neurapophysen der Caudalregion sind unter einem Winkel von ungefähr 45° nach hinten gebogen, die des Rumpfes noch mehr; die Basaltheile stehen mehr aufrecht. In der hinteren Rumpf- und Schwanzregion verschmelzen die oberen Bögen beider Seiten über dem dorsalen Längsband zu einem langen, unpaaren, medianen Stück, dem Processus spinosus. Im Vorder- und Mittelrumpf kommt es nicht zu einer derartigen Vereinigung. Hier legen sich oberhalb des dorsalen Längsbandes die Schenkel der Bögen nur parallel an einander, durch Bindegewebe verbunden, in welches der lange, weit ventral reichende Träger der Rückenflossenstrahlen eingesenkt ist.

Oberhalb des Rückenmarkes, zwischen ihm und dem Ligamentum longitudinale superius, entsteht ungefähr zur Zeit, wenn das obere Ende der Neurapophyse die Höhe des Markes erreicht hat, jederseits an der Innenwand des Bogenknorpels, von demselben unabhängig, aber in seiner nächsten Nähe, ein kleines Knorpelstück, welches sich als Decke auf die Dura mater auflegt. Bei Forellen von 26 mm Länge liegen diese Knorpelstücke nahe an dem Bogen, fast in ihn übergehend, nur durch das Perichondrium von ihm getrennt (Fig. 12 *Br*). Sie lassen dorsal vom Rückenmark in der Medianlinie einen breiten Spalt zwischen sich, welcher von Bindegewebe ausgefüllt ist. Über letzterem liegt das dorsale Längsband. Bei größeren Thieren von 27—30 mm Länge sind beide Knorpelstücke einander mehr entgegengewachsen; dadurch ist der Spaltraum zwischen ihnen verengert worden, doch persistirt er, selbst nach ihrer

Verknöcherung; seitlich reichen sie ungefähr um ein Drittel der Höhe des Markes abwärts, immer dicht parallel an der Innenseite der Bogenschenkel anliegend. Goette (15) fand jene Knorpelstücke beim Hecht. Aus dem Umstand, »dass sie nicht genau in derselben Querebene wie die eigentlichen Wirbelbögen, sondern mit einem Abschnitt vor denselben lagen, so dass sie von vorn her zwischen diese eingeschoben und mit ihnen andeutungsweise zu alterniren erschienen«, folgert er, »dass man in ihnen Homologa der Intercalarbögen der Selachier anzuerkennen hat«. Grassi (16, 17) beschreibt die betreffenden Gebilde bei Salmoniden und hält sie für Homologa der Dornfortsätze. Diese Auffassung scheint mir eben so unrichtig zu sein wie die von Goette, und ich finde durch meine Präparate die Ansicht von Stannius (43) bestätigt, dass die Verbindungsbrücke, die durch jene Knorpelstücke über dem Rückenmark gebildet wird, den eigentlichen dorsalen Abschluss der Neurapophysen darstellt. Bei vielen Teleostiern (Anguilla, Conger, Silurus, Esox, Clupea und Anderen) bilden nämlich die oberen Bögen, indem sie zwischen dem Nervenrohr und dem dorsalen Längsband durch eine Querbrücke verbunden sind, einen doppelten Kanal, je einen für das Rückenmark und für das Längsband. Diese quere Verbindungsbrücke der oberen Bögen über der Medulla ist auch bei den Salmoniden angedeutet, nämlich in den beschriebenen kleinen Knorpeln, nur dass sie hier nicht zu solcher Ausbildung gelangt, wie bei den anderen erwähnten Knochenfischen. Sie muss den ursprünglichen dorsalen Verschluss über dem Rückenmark gebildet haben, das wird durch die Untersuchung jüngerer Forellenstadien wahrscheinlich gemacht. Bei 16 mm langen Thieren nämlich reicht der Knorpel der oberen Bögen beinahe bis zum oberen Niveau der Medulla. Der darüber liegende Theil des Bogenschenkels besteht noch aus Bindegewebe. Dieses gabelt sich aber am oberen Rand des Markes in zwei Äste, von denen der eine als bindegewebiger Bogenschenkel dorsal aufwärts steigt, der andere aber sich quer als Decke über das Rückenmark legt (Fig. 10 OB^1, Br^1). Aus diesem letzteren Ast ist theils das in der Medianlinie, dorsal vom Rückenmark verlaufende, fibröse obere Längsband entstanden, theils gehen die erwähnten Knorpelstücke aus ihm hervor. Er verleiht dem Rückenmark einen primären Schutz und ist bindegewebig etwas stärker entwickelt als der andere, aufsteigende, den Bogenschenkel repräsentirende Zweig. Auch wird in ihm früher Knorpel gebildet als in dem Bogenschenkel. Bei 22 bis 24 mm langen Forellen besteht nämlich die Verbindungsbrücke aus

älterem Knorpel mit reichlicher Grundsubstanz, der obere Theil des Bogenschenkels dagegen aus großblasigem, embryonalen Knorpel mit nur weniger Grundsubstanz (Fig. 11). Daraus kann man wohl mit Recht folgern, einerseits, dass die quere Verbindungsbrücke die phyletisch ältere Bildung darstellt, und andererseits, dass die knorpelige resp. knöcherne Ausbildung der oberen Bogenschenkel anscheinend erst durch andere Momente, vielleicht durch die größere Entwicklung der dorsalen Muskulatur bedingt worden ist. Diese Auffassung wird bestätigt durch das Studium junger Aale. Bei 6 cm langen Thieren fand ich nämlich rein knöcherne obere Bogenschenkel, die dorsal vom Rückenmark sich vereinigten und dieses von dem Längsband trennten. Ihre mittlere, dem Rückenmark aufliegende Partie entspricht der Querbrücke bei Salmoniden und Esox: der darüber liegende Theil der oberen Bögen, der bei älteren Thieren einen knöchernen Kanal um das Längsband bildet, war bei Aalen von der angegebenen Größe noch fibrös-bindegewebig, er verknöchert direkt, aber jedenfalls später als die quere Verbindungsbrücke, und diese stellt also den ursprünglichen Verschluss über dem Rückenmark vor (Fig. 13).

Bei Salmoniden kommt es im Hinterrumpf und Schwanztheil, wo die oberen Bögen zu Processus spinosi vereinigt sind, nicht mehr zur Entwicklung einer Querbrücke über dem Rückenmark. — An den oberen Enden der Neurapophysen der Hinterrumpfwirbel sind die Träger der Rückenflosse durch fibröses Gewebe befestigt. Die Flossenstrahlenträger werden immer knorpelig präformirt, ihr Knorpel erhält erst spät einen Knochenmantel und bleibt innerhalb desselben zum Theil lange Zeit erhalten. Die Träger der Rückenflosse nehmen von vorn nach hinten zu an Länge ab. Ihr oberes und unteres Ende ist massiger entwickelt als das Mittelstück, zum Zweck der Artikulation mit den Flossenstrahlen. Wie bei Cyprinoiden, so kommen auch bei Salmoniden nicht nur im Bereich der Rückenflosse, also im Hinterrumpf, Flossenstrahlenträger vor, sondern auch die oberen Bögen des Vorderrumpfes sind mit kurzen knorpeligen, später verknöchernden Strahlenträgern verbunden, eine Erinnerung an die ursprüngliche Ausdehnung der Rückenflosse über den ganzen Bereich des Rückens.

Die Parapophysen.

Die Parapophysen des Rhodeus sind, noch bevor Knorpel in ihnen gebildet wird, schon bindegewebig präformirt, indem eben so wie bei den oberen Bögen in der skeletogenen Schicht, seitlich von der Chorda in regelmäßigen Abständen die Bindegewebszellen reichlicher auftreten, als an den dazwischen liegenden Partien. Wie schon erwähnt worden ist, befinden sich bei 8 mm langen Thieren auf jeder Seite der Chorda kleine, metamer angeordnete Knorpelherde, welche die gemeinsame Matrix der oberen Bögen und Parapophysen bilden (Fig. 8, 9). Nachdem nun daraus die Neurapophysen in der Weise entstanden waren, dass dieser Knorpel zu beiden Seiten der Medulla dorsalwärts je einen Ausläufer bildete, entwickeln sich fast gleichzeitig, oder sehr bald darauf auch die Parapophysen, indem der Knorpel jederseits einen quergerichteten Fortsatz ausschickt. Dieser entspringt in den Wirbelregionen des Vorderrumpfes aus der gemeinsamen Basis unmittelbar unter der Ursprungsstelle des oberen Bogens, gleichsam als Abzweigung desselben nach außen. Bei Rhodeus von 9 mm Länge sind die Parapophysen des Vorderrumpfes konische Knorpelstücke, etwa von der Länge des Durchmessers der Chorda. Sie sind fast direkt lateral gerichtet, nur ihre äußere Spitze ist wenig nach unten gebogen. Ihre stark verbreiterte Basis reicht ventral bis zum unteren Niveau der Chorda, nach oben geht sie in die Basis der Neurapophyse kontinuirlich über. In den Seitenfortsätzen des Mittelrumpfes ist weniger Knorpel entwickelt, diejenigen des Hinterrumpfes sind noch bindegewebig. Bei 10 mm langen Thieren sind die knorpeligen Parapophysen länger geworden, ihre distalen Theile, welche sich später als Rippen abgliedern, sind zugespitzt. Bei Rhodeus von 14—16 mm Länge scheint, wie in den oberen Bögen, so auch in den Parapophysen das Maximum der Knorpelausbildung erreicht zu sein. Auch sind hier die Lagebeziehungen der Seitenfortsätze zu den Bögen so charakteristisch und so deutlich zu verfolgen, dass sie eingehender besprochen werden sollen. Senkrecht geführte Querschnitte veranschaulichen klar die Vertheilungsweise des Knorpels in beiden Bogensystemen. Doch müssen die Bilder kombinirt werden, denn Neurapophysen und Parapophysen werden auf einem Schnitt nie zusammen getroffen, da erstere in der ganzen Wirbelsäule aus der vorderen, letztere aus der hinteren Partie der beiden gemeinsamen Knorpelbasis entspringen. Abgesehen von den vier ersten Wirbeln

ist in den beiden folgenden am meisten Knorpel ausgebildet. Im 5. Wirbel ist die Chorda ringartig von einer breiten, massiven Knorpelmasse umgeben, deren Dicke ungefähr gleich ist dem Durchmesser der Chorda. Der Ring ist nahezu vollständig geschlossen, nur dorsal und ventral durch je einen kleinen Spalt unterbrochen. Dorsal von der Chorda reichen die Basen der oberen Bögen fast bis zur Medianlinie an einander, lateral gehen sie über in die Parapophysenbasen. Andererseits umgeben diese beinahe vollständig die untere Hälfte der Chorda, nur bleibt auch hier in der Medianlinie ein kleiner Spaltraum erhalten, der theilweise von Bindegewebe, theilweise von den Lamellen eines die Fortsätze bereits umhüllenden Knochenmantels ausgefüllt wird (Fig. 14). Ich will hier gleich erwähnen, dass letzterer die Bögen und Fortsätze gemeinsam umgiebt, da beide kontinuirlich in einander übergehen. Diese Kontinuität besteht auch nach der Ossification fort, indem im Centrum jenes Knochenmantels der gemeinsame Bildungsknorpel lange Zeit erhalten bleibt. Davon abweichende Verhältnisse zeigen die vier ersten Wirbel; hier tritt, wohl in Folge der früher erwähnten funktionellen Veränderung ihrer Anhänge (Weber'scher Apparat) eine Diskontinuität zwischen Bögen und Fortsätzen ein, bestehend in der Bildung einer schmalen Knochenlamelle, welche beide von einander trennt. Im 5. Wirbel — um darauf wieder zurückzukommen —, nimmt also die gemeinsame Knorpelbasis eines oberen Bogen- und Seitenfortsatzes fast die seitliche Hälfte der Peripherie des kreisrunden Chordaquerschnittes ein. Sie ist auch nach vorn und hinten sehr verbreitet. Der ihr aufsitzende Knorpel hat auf dem Querschnitt ungefähr die Form eines Viereckes, dessen äußere dorsale Seite zwei Zapfen aussendet, nach oben die Neurapophyse, seitlich die Parapophyse. Diese entspringt dorsal von der Chorda, nicht wie bei den übrigen Knochenfischen ventral oder ventralseitlich. Ihr Centrum, d. h. die Achse, welche sich in die Rippe fortsetzt, liegt etwa in der Höhe der Basis des Rückenmarkes. Der Seitenfortsatz ist gewissermaßen ein Ausläufer des oberen Bogen, ähnlich wie bei Amphibien.

Im 7. und 8. Wirbel werden die medianen Lücken des Knorpelringes um Weniges größer. Letzterer hat an Dicke etwas abgenommen. Die gemeinsame Basis der Neurapophysen und Seitenfortsätze behält immer ihre große Ausdehnung fast über die halbe Peripherie des Chordakreises. Aber bereits vom 7. Wirbel an nehmen die Parapophysen, wohl in Anpassung an die nach hinten zu kleiner werdende Leibeshöhle allmählich andere Lagebeziehungen

zu den oberen Bögen ein. Schon im 7. Wirbel liegt das Centrum des Seitenfortsatzes nicht mehr dorsal, sondern lateral in halber Höhe des Chordaniveau (Fig. 15). Er geht kontinuirlich in den oberen Bogen über, doch ist an der Übergangsstelle etwas weniger Knorpel entwickelt. Mehr ventral liegt das Centrum des 11. Fortsatzes; es ist seitlich an die Basis der Chorda gerückt (Fig. 16). Je weiter nach hinten, desto mehr entfernen sich die Parapophysen durch ventrale Verlagerung von den oberen Bögen. Ihre Achse, die im 5. Wirbel direkt quer seitlich gestellt war, erhält nach hinten zu immer mehr eine abwärts gerichtete Stellung. Gleichzeitig nimmt auch die Knorpelmenge an der Übergangsstelle von Bögen und Fortsätzen ab. Im 14. Wirbel stehen beide noch durch eine schmale Knorpelzelllage in Verbindung. Im 15. Wirbel wird der obere Bogen direkt knöchern angelegt. An der Verbindungsstelle zwischen dem Bogen und dem Fortsatz liegen noch wenige Knorpelzellen; sie verbinden letzteren mit dem Periost des Bogens. Im 16. Wirbel wird an der fraglichen Stelle Knorpel nicht mehr ausgebildet (Fig. 17).

Wie an den Übergangsstellen, so hat auch in den Seitenfortsätzen selbst der Knorpel nach hinten zu immer mehr abgenommen. An der Basis des 16. Fortsatzes sind nur wenige Knorpelzellen entwickelt; sein distaler Theil wird direkt knöchern angelegt. Eben so der 17. und die folgenden Fortsätze. Allmählich haben die Parapophysen des Hinterrumpfes die Lage und Funktion von Hämapophysen angenommen; diejenigen des 16. Wirbels sind direkt abwärts gerichtet: ihre Basis liegt seitlich ventral an der Chorda. Vom 19. Wirbel an verschmelzen sie in der Medianlinie unterhalb der Caudalvene zu einem starken, unpaaren, langen Knochenstück, dem ventralen Dornfortsatz (Fig. 18). Mit dem unteren Ende desselben steht der knorpelige Träger der Analflosse in Verbindung.

Schon bei Rhodeus von 17—19, mehr noch bei solchen von 28 mm Länge ist, besonders im distalen Ende des Fortsatzes, wo dieser in die Rippe übergeht, die beginnende Rückbildung des Knorpels zu erkennen. Er wird theils durch Wucherung der aufgelagerten Knochenschichten verdrängt, theils von Markräumen durchsetzt und zerstört (Fig. 23). Bei 35 mm langen Thieren ist zwar an den Übergangsstellen der oberen Bögen und Parapophysen noch Knorpel erhalten, aber schon sehr reducirt.

Die Parapophysen der Salmoniden entstehen kurz nach den oberen Bögen. Ihre erste Anlage, die skelctogene Schicht, bildet

auch hier für beide Bogensyteme die gemeinsame Matrix. Nachdem darin die oberen Bogenknorpel aufgetreten sind, werden scheinbar unabhängig von diesen, seitlich ventral von der Chorda die Parapophysen gebildet (Fig. 19). Zwar hat bei Forellen die knorpelige Verbindungsbrücke zwischen Bogen und Fortsatz sich nicht mehr entwickelt, und letzterer ist nicht, wie anscheinend bei Cyprinoiden ein direktes Abgliederungsprodukt des ersteren; aber beide stehen doch mit einander in genetischem und lokalem Zusammenhang; die Kontinuität wird nämlich herbeigeführt durch das Perichondrium der oberen Bogen, welches die Chorda ringartig umgiebt und die Entwicklungsgrundlage für die Parapophysen bietet. Die Verbindungsbrücke zwischen diesen und den Neurapophysen besteht bei Trutta fario von 16 mm Länge — wo die Seitenfortsätze schon vorhanden sind — aus einer 2—5fachen Bindegewebszellenreihe (Fig. 5), welche als Perichondrium oben in die Neuralbögen, unten in die Parapophysen übergeht. Letztere werden bei Salmoniden durchweg knorpelig gebildet, aber es kommt in ihnen nie zu einer so massenhaften Entwicklung des Knorpels wie bei Rhodeus. Die Reduktion des Knorpels macht sich hauptsächlich bemerkbar in der Basis der Fortsätze. Dieselbe ist zwar nach hinten zu schuppenartig verbreitert, nimmt aber selbst zur Zeit, wann das Maximum der Knorpelausbildung erreicht ist, auf dem Querschnitt nur ungefähr den achten Theil der Chordaperipherie ein. Die Parapophysen des Vorder- und Mittelrumpfes stehen seitlich ventral von der Chorda, also in deren unterem Niveau. Sie sind kleine, schräg abwärts gerichtete Knorpelkegel, viel kürzer als die oberen Bögen. Ihr Perichondrium setzt sich distal in einen bindegewebigen Zug — die spätere Rippe — fort. Im Hinterrumpf rückt die Basis der Fortsätze der Medianlinie näher: sie sind in dieser Region länger, ferner in Anpassung an die kleinere Rumpfhöhle direkt ventral gerichtet, und haben, da ihre Basis einen kleineren Flächenraum bedeckt, cylindrische Form. In der Caudalregion, vom 34. Wirbel an, verschmelzen sie unter der Vene in der Medianlinie zu einem langen, massiv-knorpeligen Stück, dem Dornfortsatz.

Dem Caudalkanal ähnliche Bildungen treten in den letzten 6—7 Rumpfwirbeln auf. Deren Besprechung wird erfolgen bei der Untersuchung der Frage von der Homologie der Rippen und Parapophysen des Schwanzes. Die Verknöcherung der Fortsätze beginnt wie bei den Cyprinoiden mit der Bildung einer periostalen Knochenrinde.

Es sollen nunmehr die bei Rhodeus und bei der Forelle gewonnenen Resultate mit einander verglichen werden. Die Bildungsweise der Parapophysen und ihre dorsale Lage im Vorderrumpf des Rhodeus lässt diesen eine Sonderstellung einnehmen gegenüber den anderen Teleostiern, so weit sie bis jetzt untersucht worden sind. Bei Rhodeus entstanden, um noch einmal kurz zu rekapituliren, seitlich der Chorda metamere Knorpelherde, welche als gemeinsame Matrix beider Bogensysteme zuerst die oberen Bögen, dann die Parapophysen als Ausläufer hervorschickten. Nun zeigt die Ontogenie und Phylogenie der Vertebraten, dass von allen Theilen der Wirbelsäule immer zuerst die Neurapophysen erscheinen. Darauf basirend hat man also jene Knorpelhaufen in erster Linie wohl nur als die ursprüngliche Anlage der oberen Bögen zu deuten. Die sekundär hervorsprossenden Parapophysen sind demnach als Abzweigungen der Neuralbögen anzusehen, wie es auch bei den Processus transversi der Amphibien der Fall ist. Vergegenwärtigt man sich ferner im Vorderrumpf des Rhodeus die dorsale Lage der Parapophysen oberhalb der Chorda, an der Basis des Rückenmarkes, so kommt man gewiss mit einiger Berechtigung zu dem Schluss, dass man in den Seitenfortsätzen des Rhodeus Homologa der Querfortsätze der Amphibien zu sehen hat. Meist wurden die Parapophysen der Knochenfische mit den Hämapophysen der Caudalregion der Urodelen als homologe Stücke verglichen, wohl vorzugsweise nur auf Grund der ähnlichen Stellung der betreffenden Gebilde in dem Schwanzabschnitt beider Wirbelthierklassen. Die Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule des Rhodeus ließ nun klar verfolgen, dass die Bogenbildungen im Schwanz desselben lediglich ventral gelagerte Wiederholungen der Parapophysen des Rumpfes, also ventral gerückte Homologa der Querfortsätze der Amphibien sind; sie führt in Folge dessen zu dem Ergebnis, dass die Seitenfortsätze des Schwanzes, eben so wenig wie die des Rumpfes von Rhodeus verglichen werden können mit den unteren Bögen des Urodelenschwanzes: letztere sind hier Neubildungen, sie treten accessorisch neben den gleichfalls vorhandenen Processus transversi auf. Ich will gleich an dieser Stelle kurz andeuten, dass außer den rippentragenden Parapophysen im Vorder- und Mittelrumpf des Rhodeus noch direkt ventral gerichtete, wenn auch nur bindegewebige Bogengebilde sich vorfinden, welche den Hämapophysen der Urodelen als homologe Stücke zu entsprechen scheinen. Es wird später darauf noch ausführlicher eingegangen werden.

Der früher geschilderte Knorpelring, welcher im 5. und 6. Wirbel mehr, in den folgenden weniger vollständig die Chorda umgiebt, ist nicht nur für Rhodeus, sondern nach Grassi auch für andere Cyprinoiden charakteristisch. Bei den übrigen Teleostiern aber kommt es in keinem Theil der Wirbelsäule zu solcher Ausbildung des Knorpels; dieser bleibt dort lediglich beschränkt auf die Bögen und Parapophysen. Dagegen erinnern die Cyprinoiden in dieser Hinsicht sehr an die ältesten lebenden Fische, an die Selachier und Ganoiden (Lepidosteus). Auch hier ist die Chordascheide von einem dicken Knorpelring umgeben, welcher dadurch entsteht, dass das Perichondrium der Bögen sich ausdehnt um die Chordascheide, und dass allseitig in dieser perichondralen Hülle der Chorda Knorpelzellen sich entwickeln. Wie nun die Stammes- und Individuen-Entwicklungsgeschichte zeigt, ist der Knorpel ein sehr altes Gewebe. Seine mächtige Ausbildung in der Wirbelsäule, wie sein langsames Verschwinden daselbst lässt immer auf hohes Alter der betreffenden Familie schließen, und man ist wohl berechtigt, auf Grund einer derartigen alterthümlichen Wirbelsäule die Cyprinoiden als Übergangsformen von der phyletisch älteren Entstehungsweise der Selachier- und Ganoidenwirbelsäule zu der Entwicklungsart des Rumpfachsenskelettes der typischen Teleostier aufzufassen.

Zu letzteren sind zum Beispiel die Salmoniden zu rechnen. Hier tritt der Knochenfischtypus in der Entwicklung der Wirbelsäule viel ausgeprägter hervor. Zwei Umstände besonders wirken dabei mit: Einerseits ist eine bedeutende Rückbildung des Knorpels eingetreten: dieser bleibt beschränkt auf die oberen Bögen und Parapophysen. Zwar dehnt sich das Perichondrium zwischen deren Basen mantelartig um die Chordascheide aus, aber es wird nicht mehr in ihm erst Knorpel, sondern direkt Knochen gebildet. Die Chorda ist also nicht wie bei Cyprinoiden von einem knorpeligen Ring umgeben. Andererseits entspringen die Seitenfortsätze nicht mehr dorsal als Ausläufer der oberen Bögen, sondern scheinbar von diesen getrennt, sind sie ventral gelagert und nehmen auch im Vorderrumpf schon dieselbe Stellung ein, wie die Parapophysen des Hinterrumpfes der Cyprinoiden.

Die Rippen des Rhodeus und der Forelle.

Die Rippen haben phylogenetisch und ontogenetisch ein bindegewebiges, knorpeliges und knöchernes Stadium. Ihre bindegewebige Anlage ist dadurch gegeben, dass das Perichondrium der Parapophysen

sich in die Intermuskularligamente fortsetzt. Die knorpelige Präformation kann ganz oder theilweise (Rhodeus) ausfallen, so dass einzelne Theile, ohne knorpelig vorgebildet zu sein, direkt verknöchern. Die Bildung der Rippen erfolgt im Allgemeinen von vorn nach hinten zu fortschreitend.

Die Rippen des Rhodeus sind Abgliederungsprodukte der Parapophysen; nur ihre proximalen Theile, die Rippenköpfe, werden knorpelig präformirt, die distalen Theile dagegen, die Körper der Rippen, ossificiren größtentheils direkt. Bei $8^1/_2$—9 mm langen Rhodeus haben die Seitenfortsätze ungefähr die Länge des Durchmessers der Chorda; ihr Perichondrium zieht sich in fibrilläre, zellenreiche Stränge aus (Fig. 20). In letzteren ist im Vorderrumpf noch keine osteoide Substanz abgelagert, dagegen sind in mehreren Hinterrumpfwirbeln bei manchen Thieren von dieser Größe in jenen Bindegewebszügen bereits dünne Knochenspangen gebildet, ein Zeichen, dass die Ossifikation der Rippen nicht konstant von vorn nach hinten zu fortschreitet. Bei Rhodeus von 10—11 mm Länge gestalten sich die Verhältnisse im Vorderrumpf folgendermaßen: die knorpeligen Parapophysen haben sich, verglichen mit denselben Gebilden bei $8^1/_2$ mm langen Thieren, etwa um die Hälfte verlängert. Sie gehen distal in dünne Knochenspangen über. Diese sind um Weniges gegen die Parapophysen zu gewachsen und umgeben sie mantelartig bis zu der Stelle, wo später die Abgliederung erfolgt (Fig. 21 x—y). Letztere ist dadurch angedeutet, dass die Knorpelzellen eine zur Längsachse des Fortsatzes senkrechte Stellung eingenommen haben. Auch unterscheidet sich das Knorpelgewebe des proximalen Fortsatztheiles dadurch von dem des distalen, von Knochen umgebenen Theiles, dass ersteres an Grundsubstanz reich ist, letzteres aber, weil neu gebildet, fast ausschließlich nur aus großblasigen Zellen besteht. In diesem unteren Stück der Parapophyse, welches also dem späteren Rippenkopf entspricht, ist viel Knorpel gebildet, aber derselbe nimmt etwas distal von der Abgliederungsstelle gegen den knöchernen Theil zu sofort an Menge ab; letzterer hat auf dem Querschnitt nur etwa die halbe Dicke des knorpeligen Rippenendes. Wie in den Seitenfortsätzen, so kommt auch naturgemäß im Rippenkopf nach hinten zu allmählich weniger Knorpel zur Ausbildung. Im 15. und 16. Wirbel ist die Rippe fast ganz knöchern, nur einige Knorpelzellen finden sich noch in ihrem chordalen Ende. Von den

Parapophysen des 17. und der folgenden Wirbel werden Rippen nicht mehr abgegliedert.

Bei Rhodeus von 12—14 mm Länge ist die Trennung der Rippe vom Fortsatz anscheinend weiter vorbereitet, indem an dem Abgliederungspunkt von der ventralen Seite her eine flache Einbuchtung aufgetreten ist (Fig. 22). Auf diesem Stadium der Trennung bleiben beide Theile lange stehen. Es wäre nun zu erwarten, dass die Abgliederung, nachdem sie so weit scheinbar vorbereitet ist, auch weiter erfolgte in der Weise, dass die Einbuchtung sich vertieft, und schließlich die Abschnürung vollständig durchgeführt wird. Das ist aber nicht der Fall; die definitive Trennung der Rippe erfolgt auf ganz andere Art. An der Abgliederungsstelle nämlich wird der hyaline Knorpel in eine Art fibrocartilaginöses Gewebe umgewandelt. Bald (Rhodeus 28 mm) tritt an dessen proximaler und distaler Endfläche je eine Reihe von Osteoblasten auf, welche sowohl die der Rippe zugekehrte Fläche der Parapophyse, wie das proximale Ende des Rippenkopfes mit einem dünnen Knochenbelag überziehen (Fig. 23). Somit ist die Trennung von Rippe und Seitenfortsatz durchgeführt, aber in ganz anderer Weise, wie die oben geschilderte anfängliche Vorbereitung dazu, bestehend in Senkrechtstellung der Knorpelzellen und Einschnürung des Knorpels daselbst, vermuthen ließ. Thatsächlich steht also der begonnene Trennungsmodus in keinem Zusammenhang zur Vollendung der Abschnürung. Die Erklärung für diesen doppelten Process ist wohl in der Phylogenese der Rippenbildung zu suchen: Durch jenen nicht zur Durchführung gekommenen Differenzirungsmodus wird eben die ursprüngliche Art der Rippenabgliederung angedeutet. Die Gelenkflächen der Rippen und Parapophysen stehen durch das oben beschriebene fibröse Gewebe, welches dauernd erhalten bleibt, mit einander in Verbindung.

Bei 28 mm langen Thieren sind die Rippen sehr starke Knochenbalken, theils massiv, theils enthalten sie in ihrer Achse, besonders im ventralen Theil, auf längeren oder kürzeren Strecken Knorpelzellen, welche 1—3reihig neben einander liegen können. Dieser Knorpel ist nicht regelmäßig im Inneren der Knochenrippen vorhanden, Abänderungen darin finden statt sowohl bei Individuen derselben oder verschiedener Größe, als auch bei den einzelnen Rippen desselben Thieres. Der Knorpel kann im Inneren der Rippen lange Zeit fortbestehen, eben so im Rippenkopf, wo er noch bei 35—40 mm langen Thieren zu finden ist. Bei diesen sind die Rippen des Hinterrumpfes von den Fortsätzen noch nicht abgegliedert, die

Trennung erfolgt erst später. — Die Rippen des Hinterrumpfes sind unter einem Winkel von 45° nach hinten gerichtet, die des Vorderrumpfes gehen mehr senkrecht ventral. Die Anzahl der rippentragenden Rumpfwirbel ist nicht konstant. Hinter dem Ende der Niere, im ersten Schwanzwirbel, welcher der 17.—19. ist, bilden die Parapophysen + nicht abgegliederten Rippen durch mediane Verschmelzung den Caudalkanal.

Grassi (16, 17) hat gleichfalls die Entwicklung der Teleostierrippe an Hecht, Lachs und Karpfen untersucht. Seiner Auffassung nach sind bei den Knochenfischen die Rippen selbständigen Ursprungs, »so fern man nur dann von Rippen sprechen will, wenn sich bereits Knorpel oder Knochen gebildet hat«. Er sagt ferner von den Cyprinoiden: »Hier sei Knorpel und Knochen auf die Rippe so vertheilt, dass eine erste und große Strecke derselben sich ohne Knorpel entwickelt, dass dann der Knorpel beginnt, welcher an vielen Stellen von Knochen unterbrochen wird; dass endlich auf einem Querschnitt der Knorpel fast immer in größerer Menge am distalen Ende, als vor demselben sich befindet.« Diese Ausführungen stehen in direktem Widerspruch zu dem Befund bei Rhodeus. Erstens ist hier die Rippe, wie deutlich zu verfolgen war, immer eine Abgliederung der Parapophyse, zweitens wird nur ihr vertebrales Ende, der Rippenkopf, als Theil des Fortsatzes regelmäßig knorpelig gebildet, der übrige größere Theil dagegen immer knöchern. Nur in der ventralen Hälfte desselben tritt zuweilen, nachdem schon eine dünne Knochenspange gebildet ist, noch nachträglich Knorpel in geringen Mengen auf. Derselbe ist aber immer umschlossen von der periostalen Knochenrinde, er liegt nie in der Weise frei, dass er den knöchernen Theil der Rippe unterbricht.

Auch die Rippen der Salmoniden erklärt Grassi (16, 17) für selbständige Bildungen: »Zwischen den Querfortsätzen und den Rippen bleibe anfänglich eine dünne Schicht von embryonalem Bindegewebe bestehen, welche sich bald in grundsubstanzarmen Knorpel verwandele, wodurch sekundär die Kontinuität zwischen Querfortsatz und Rippe hervorgerufen werde.« Goette (15) spricht sich, zum Theil in ähnlichem Sinne, folgendermaßen aus: »Bevor bei Salmoniden die Pleuralbögen entstehen, sieht man vom Ende der knorpeligen Bogenbasis und gleichsam als Fortsetzung ihres Perichondrium einen dichten, zellenreichen Gewebsstrang an der Innenseite der sogenannten Muskelgrenze schräg rückwärts und abwärts ziehen. Innerhalb dieses Stranges entwickeln sich darauf Knorpel-

zellen und so kommt es zur Bildung des Pleuralbogens.« Ob diese Knorpelbildung auch vor den neun letzten Rumpfwirbeln getrennt von der Bogenbasis beginnt, um sie erst sekundär zu erreichen, vermag Goette nicht anzugeben; er sagt weiter: »Jedenfalls erfolgt die Knorpelbildung in den Pleuralbögen gleichzeitig auf einer sehr langen Strecke und hängt alsbald kontinuirlich mit dem Knorpel der Bogenbasis zusammen. Die wirkliche Abgliederung des Pleuralbogens tritt etwas später ein. Sollte aber auch die Knorpelbildung diskontinuirlich beginnen, oder selbst eine solche Unterbrechung gelegentlich direkt in die bleibende Gliederung des ganzen Bogens übergehen, so wäre doch in Folge des ursprünglichen Zusammenhanges der Gesammtanlage die genetische Zusammengehörigkeit von Bogenbasis und Pleuralbogen nicht zu bezweifeln.«

Jener höchst komplicirte und eigentlich gänzlich zwecklose Entwicklungsmodus der Rippe, wie er von Grassi beschrieben wird, bestehend in getrennter Anlage, nachfolgender Verschmelzung mit dem Fortsatz und später eintretender Wiederabgliederung von diesem, erscheint von vorn herein unbegreiflich, und thatsächlich zeigt auch die Bildungsweise der Rippen bei Salmoniden ganz andere Verhältnisse.

Bei Forellen von 16 mm Länge zieht sich das Perichondrium des kurzen Parapophysenstumpfes in einen fibrillären Strang aus, der sich in das Intermuskularligament verliert. In letzterem ist an keiner Stelle Knorpelgewebe entwickelt. Bei Thieren von 18 bis 20 mm Länge hat die Bildung der knorpeligen Rippe begonnen; im Vorderrumpf ist ihr oberer, vertebraler Theil, der spätere Rippenkopf bereits vorhanden. Er ist dadurch gebildet worden, dass sich distal von der Parapophyse, aber in direktem Anschluss an sie, Knorpel gebildet hat, oder was dasselbe ist, dass sich die knorpelige Parapophyse distalwärts verlängert hat. Dieser neu entstandene Theil steht mit dem Seitenfortsatz in unmittelbarstem Zusammenhang (Fig. 24 *A*), er hebt sich aber von ihm scharf ab, denn er besteht zum Theil noch aus prochondralem Gewebe, in welchem sich jedoch bereits viele charakteristische Knorpelzellen vorfinden; ferner nimmt er im Vergleich zu dem älteren, an Grundsubstanz reichen Knorpel der Parapophyse nur wenig Farbe auf. Eine andere Grenze, etwa eine Bindegewebsschicht, wie Grassi angiebt, ist zwischen Parapophyse und Rippenkopf nicht vorhanden, sondern erstere geht kontinuirlich in letzteren über. Auf diesem Stadium ist nur das proximale Rippenende gebildet; sein Perichondrium setzt sich distal

in das Intermuskulargewebe fort; in letzterem ist an keiner Stelle Knorpel entwickelt.

Bei Forellen von 22 mm Länge ist der Rippenkopf etwas stärker und rein knorpelig geworden: er besteht aus einem großblasigen Zellgewebe. Dasselbe behält jedoch längere Zeit seinen embryonalen Charakter bei, während die Parapophyse an Grundsubstanz verhältnismäßig reich ist. Diese Differenz im Knorpel beider Gebilde wird durch deren ungleiches Alter verursacht: der Seitenfortsatz wurde schon sehr früh gebildet, dadurch gewann sein Knorpel Zeit, viel hyaline Substanz auszuscheiden; viel später entwickelte sich das prochondrale, dann das knorpelige Gewebe des Rippenkopfes. Bei Thieren von der angegebenen Größe hat sich im Vergleich zu jüngeren Stadien der Rippenknorpel auch distalwärts verlängert, so dass er eine größere Strecke weit abwärts in den zwischen den Myomeren befindlichen Raum hineinreicht. Dortselbst ist aber nirgends eine selbständige Knorpelanlage zu erkennen, eben so wenig bei älteren Thieren. Im Gegentheil ist immer deutlich zu verfolgen, dass der Knorpel des Rippenkörpers im Anschluss an den Rippenkopf und daher mittelbar im Anschluss an die Parapophyse sich ausbildet. So muss ich im Gegensatz zu Grassi konstatiren.

Diese Kontinuität ist auf Frontalschnitten leicht zu erkennen (s. Fig. 25), nicht so leicht jedoch auf Querschnitten; denn die Rippe ist schräg abwärts nach hinten gerichtet, sie biegt aber in ihrem oberen, vertebralen Theil etwas nach vorn und außen um. Da sie nun an dieser Stelle bei jungen Forellen noch sehr schwach entwickelt ist — sie besteht aus einer einfachen bis doppelten Knorpelzellenreihe —, wird sie auf einem einzigen Querschnitt nie in ihrem ganzen Verlauf getroffen: es findet sich daher hier meist eine Diskontinuität (Fig. 24 *B*). Mustert man aber die Schnitte der Reihe nach genau durch und kombinirt man die auf einander folgenden Bilder zu einem, so ergiebt sich zweifellos eine Kontinuität zwischen Rippe und Fortsatz (s. Fig. 24 *A.B*).

Im Rippenkopf nimmt der Knorpel allmählich an Menge zu, verhältnismäßig wenig davon wird im Rippenkörper ausgebildet: dieser besteht immer nur aus einer ein- bis zweifachen, an manchen Stellen auch dreifachen Knorpelzellenreihe.

Bei Forellen von 24—26 mm Länge ist in manchen Wirbelbezirken des Vorderrumpfes die Trennung der Rippe schon eingeleitet durch eine allseitige, flache Einbuchtung an der zukünftigen Abgliederungsstelle. Bei anderen, zum Theil dazwischen liegenden

Rippen fehlt einstweilen noch dieses Anzeichen der späteren Trennung. Überhaupt findet die Differenzirung und Abgliederung der Rippen nicht regelmäßig von vorn nach hinten zu fortschreitend, oder gleichzeitig im Bereich der ganzen Rumpfwirbelsäule statt, sondern ziemlich regellos.

Bei 27—30 mm langen Thieren ist die Ringfurche an der Trennungsstelle vertieft worden, sie wird von hineingewuchertem Bindegewebe (Perichondrium) ausgefüllt. Die der Abschnürungslinie zunächst liegenden Knorpelzellen der Parapophyse und des Rippenkopfes haben eine bestimmte, regelmäßige Anordnung erhalten (siehe Fig. 26).

Die Einschnürung vertieft sich immer mehr, bis schließlich die Trennung durchgeführt ist; dann stehen beide Stücke durch jenes eingedrungene Bindegewebe in Kontakt. Das ist der Fall bei 3—4 cm langen Forellen.

Die Verknöcherung der Rippe wird durch Bildung einer periostalen Knochenrinde eingeleitet. Innerhalb derselben bleibt aber der Knorpel lange erhalten. Die Stellung der Rippen zur Leibeshöhle zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei Rhodeus.

Das Ergebnis ist also folgendes: Die knorpelige Rippe entsteht dadurch, dass der Seitenfortsatz sich ventralwärts verlängert; dass dadurch neu entstandene Stück befindet sich Anfangs mit dem Fortsatz in Zusammenhang und wird erst später von ihm als Rippe abgegliedert. Die Rippe ist also ein Theilprodukt der Parapophyse. Doch gilt dies nur für den Vorder- und den größten Theil des Hinterrumpfes. Die Rippen der letzten Rumpfwirbel fallen unter einen anderen Gesichtspunkt, ihre Bildung und ihr Verhältnis zu den Parapophysen wird in einem späteren Abschnitt besprochen werden.

Die Rippen haben den Zweck, die Höhle des Rumpfes zu umschließen und sind daher meist nur auf diesen Theil des Körpers beschränkt. Doch scheint die primäre Veranlassung zu ihrer Bildung gegeben zu sein in der Segmentirung und höheren Ausbildung der Seitenmuskulatur, welcher sie eben so wie die Fleischgräten und wie ursprünglich die Bögen zur Anheftung dienen. Dafür spricht ihre Entwicklung in den Intermuscularligamenten, dann ihre Lage und ihr Verlauf an der peritonealen Grenze der ventralen Rumpfmuskulatur.

Rhodeus sowohl wie die Forellen bestätigen den Satz Gegenbaur's, dass die Rippen Theilprodukte der Parapophysen sind. Ihre Abgliederung von diesen und gelenkige Verbindung mit ihnen ermöglicht eine größere oder geringere Ausdehnung der Leibeshöhle. Nach Grassi (16, 17) und Goette (15) sollen bei anderen Teleostiern die Rippen durch Verknorpelung oder Verknöcherung selbständig entstehen können. Angenommen, dass dies zuträfe, so fände wohl auch dann ihre Entwicklung nur scheinbar unabhängig von dem Achsenskelet statt, denn thatsächlich würden sie auch hier in genetischem Zusammenhang mit den Parapophysen stehen, da sie aus dem skeletbildenden Gewebe, also aus dem gemeinsamen Blastem beider Gebilde entstehen, wie auch schon Goette hervorgehoben hat. Nun waren, wie aus früher Erwähntem hervorgeht, die Parapophysen Ausläufer oder Theile der oberen Bogen. Bei Rhodeus war dies deutlich zu erkennen, eben so bei Forellen, wenn man die hier obwaltenden Verhältnisse in Vergleich zieht zu jenem ursprünglichen, phyletisch älteren Entstehungsmodus der Parapophysen des Rhodeus. Ist nun dessen oberer Bogen homolog dem der Amphibien, dann müssen auch den Processus transversi der letzteren die Parapophysen des Rhodeus entsprechen; es müssen dann auch ferner die Rippen des Rhodeus und der Urodelen, da sie von gleichwerthigen Stücken abgegliedert werden, für Homologa angesehen werden. Bei Forellen wird diese Beweisführung etwas erschwert durch die schon mehrfach erwähnte schärfere Ausprägung des Knochenfischcharakters. Die Cyprinoiden dagegen stehen wegen ihres hohen Alters, welches durch die beibehaltenen ursprünglichen Verhältnisse ihrer Wirbelsäule bewiesen wird, den Amphibien durch Vermittelung ihrer gemeinsamen Vorfahren (Ganoiden, Selachier) verhältnismäßig nahe, näher als die jüngeren typischen Knochenfische (Salmoniden).

Auf eine Vergleichung der Rippen der Teleostier mit denen der Selachier und Ganoiden kann ich nicht eingehen, einmal weil das zur Untersuchung nöthige Selachiermaterial nicht zu beschaffen war, dann weil die Ergebnisse der verschiedenen Autoren in Bezug auf die Bildungsweise der Haifischrippen theilweise erheblich divergiren, endlich weil über die Rippenentstehung bei Ganoiden zu wenig bekannt ist.

Die Frage nach einer Homologie der Rippen und der median geschlossenen Bogenbildungen der Caudalregion hat in hervorragendem Maße fast Alle beschäftigt, welche sich mit der Entwicklung der Fischwirbelsäule befasst haben. August Müller (35) hielt eben so, wie nach ihm Goette (15) und Hasse die Parapophysen des Rumpfes mit den auf ihnen befestigten Rippen für gleichwerthig dem caudalen Bogensystem. Stannius (43), Gegenbaur und Grassi (16, 17) sehen im Anschluss an die Auffassung Johannes Müller's in den Bogenbildungen des Schwanzes lediglich Wiederholungen der Parapophysen des Rumpfes; die Rippen dagegen sind nach ihrer Meinung Neubildungen, welche in der Caudalregion keine Homologa besitzen.

Die einfache Betrachtung des Skelettes einer Forelle, eines Cyprinoiden oder eines anderen Physostomen, noch mehr aber die Entwicklungsgeschichte ihrer Wirbelsäule weist darauf hin, dass die erstere Ansicht die richtige ist: die Parapophysen + Rippen des Rumpfes gehen unter allmählicher Konvergenz in die Bogenbildungen des Schwanzes über. Diese Auffassung ist folgendermaßen zu begründen: die Rippe ist eine Abgliederung des Seitenfortsatzes. In diesem, mag er noch bindegewebig oder schon knorpelig sein, ist daher das Element der Rippe immer so lange enthalten, bis sie losgetrennt wird. Nun werden Rippen nur im Rumpf abgegliedert, im Schwanz aber, weil unnöthig geworden, nicht. Hier sind sie also, da sie nicht mehr differenzirt wurden, enthalten in den ventral gerichteten Parapophysen. Der Caudalkanal entsteht dadurch, dass die unteren Theile der Seitenfortsätze, welche den Rippen entsprechen, sich parallel an einander legen und zu den medianen Dornfortsätzen verschmelzen. Letztere enthalten die Rippenelemente beider Seiten, ob ganz oder theilweise, ist nicht zu ermitteln. Im Hinterrumpf konvergiren die Parapophysen + Rippen allmählich im Verhältnis zur kleiner werdenden Leibeshöhle und bilden dadurch den Übergang zum Caudalkanal.

Scheinbare Schwierigkeiten werden der einheitlichen Auffassung dieser Verhältnisse bereitet durch Abnormitäten, welche in den letzten Wirbeln des Hinterrumpfes mehrerer Teleostierfamilien auftreten. Bei Rhodeus nicht, dagegen bei anderen Cyprinoiden (Cyprinus Carpio, Cyprinus Kollarii, Cyprinus auratus, Carassius, Idus orfus, Chondrostoma nasus), welche entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen jedoch keine Gelegenheit geboten war, treten in den letzten zwei bis drei Rumpfwirbeln folgende Modifikationen auf:

1) Die Parapophysen dieser Region sind unterhalb der Vene

durch eine quere Knochenbrücke verbunden: sie tragen aber unter dieser noch differenzirte Rippen.

2) Die Parapophysen verlängern sich ventral von dieser Knochenbrücke, ohne differenzirte Rippen zu tragen.

3) Sie vereinigen sich in der Medianlinie unterhalb der Caudalvene auf eine kurze Strecke, darauf gabeln sie sich aber wieder, parallel an einander verlaufend.

Ähnliche unregelmäßige Bildungen gelangen auch bei Trutta fario in den letzten sechs bis sieben Rumpfwirbeln neben den Rippen zur Entwicklung (Fig. 27—31). Hier konvergiren nämlich die distalen Spitzen der Parapophysen so sehr, dass sie durch eine quere, bald verknöchernde Knorpelbrücke verbunden sind, welche dorsal vom Nierenende, zwischen diesem und der Aorta entsteht.

Diese Verbindungsbrücke ist in den beiden ersten der betreffenden Wirbelregionen breit (Fig. 28); sie wird in den folgenden schmaler (Fig. 29), im letzten Rumpfwirbel fehlt sie ganz (Fig. 30). Derselbe bildet einen Übergang zum ersten Caudalwirbel, indem der Kanal dadurch gebildet wird, dass die Parapophysen median verwachsen. Der Kanal der letzten Rumpfwirbel unterscheidet sich also von dem des Schwanzes dadurch, dass an ihm noch Rippen befestigt sind.

Es könnte nun fraglich erscheinen, ob die Kanalbildungen der kritischen Region homolog sind denen des Schwanzes; denn in letzterem Gebiete kommt es doch nicht mehr zur Abgliederung von Rippen, der caudale Kanal wird gebildet von Parapophysen, welche zugleich die Elemente der Rippen enthalten (Fig. 31). In den sechs letzten Rumpfwirbeln treten aber Rippen auf; doch tragen diese nicht zur Bildung des Kanales bei. Derselbe wird also scheinbar von den Seitenfortsätzen allein umgeben. Demnach können die Gebilde beider Regionen, da sie von nicht gleichwerthigen Stücken zusammengesetzt werden, anscheinend nicht Homologa sein. Jenes auffällige Vorkommen von Kanalbildungen zugleich mit Rippen will Grassi (16 und 17) in der Weise erklären, dass die betreffenden Wirbelbezirke ursprünglich zum Rumpf gehört haben, und dass sie allmählich zu solchen des Schwanzes wurden. Diese Auffassung hätte sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich, wenn zu beweisen wäre, dass die Rippen der betreffenden Region früher vorhanden waren als die Querbrücken der Fortsätze. Nun ist aber gerade das Gegentheil der Fall.

Bei Forellen von 24 mm Länge ist die beschriebene Verbindungsbrücke zwischen den Parapophysen der sechs letzten Rumpfwirbel

bereits knorpelig gebildet, jene Rippen sind aber noch nicht vorhanden. In diesem Altersstadium unterscheiden sich also die Kanalbildungen der betreffenden Wirbel in nichts von den caudalen Spinalbögen. Jene enthalten eben so wie diese die Elemente der nicht abgegliederten Rippen. Bei Trutta fario von 30 mm Länge ist die Verbindungsbrücke bereits verknöchert. Hier sind aber nachträglich noch einmal Rippen gebildet worden, und zwar zum Unterschied von denen des übrigen Rumpfes, wie bereits Goette beschrieb, unabhängig von den Parapophysen, durch selbständige Verknorpelung der Intermuskularligamente. Sie stehen etwas oberhalb der Querbrücke, seitlich hinten mit den Fortsätzen durch fibröses Gewebe in Verbindung. Dieses gleichzeitige Auftreten doppelter Rippenbildungen ist dadurch ermöglicht, dass der distale bindegewebige Theil der Parapophyse sich gegabelt hat. Der eine Ast ist medianwärts gewachsen; er bildet die Hälfte der Verbindungsbrücke und verknorpelt im Anschluss an die Parapophyse zur primären Rippe, bleibt auch in Kontinuität mit dem Seitenfortsatz bestehen. Der andere Ast zieht sich schräg abwärts nach hinten zu zwischen die Muskelsegmente und verknorpelt erst später selbständig zu einer sekundären Rippe.

Die Veranlassung zur Entstehung doppelter Rippen und ähnlicher Abnormitäten der betreffenden Region bei den genannten Cyprinoiden ist schwer zu erklären. Man müsste denn unter Berücksichtigung des Umstandes, dass zuerst die Parapophysen einen caudalen Kanal gebildet haben, und dass später accessorisch noch Rippen hinzutreten, annehmen, dass die genannten Wirbelbezirke ursprünglich zur Caudalregion gehört haben und dass desswegen die Parapophysen + nicht differenzirten Rippen daselbst den Caudalkanal gebildet haben; dass aber später in Folge größerer Ausdehnung der Rumpfhöhle nach hinten zu diese Wirbelbezirke noch in den Rumpf einbezogen wurden: dass in Folge dessen daselbst zum Schutz der verlängerten Leibeshöhle und zur Befestigung der Seitenmuskulatur nachträglich noch Rippen nöthig geworden sind und dass diese sekundär und selbständig in den Intermuskularligamenten entstanden. Doch spricht gegen diese Annahme die bekannte und zum öftern festgestellte Thatsache, dass die Rumpfwirbelsäule der Vertebraten konstant eine Reduktion erfahren hat zu Gunsten des postthorakalen Abschnittes des Achsenskelettes.

Jedenfalls können jene sekundär gebildeten Rippen, weil sie accessorische Anhänge sind, nicht mehr zum Stammskelet gerechnet

werden, wenigstens nicht mit größerem Recht, wie etwa die Fleischgräten. Sie kommen desswegen auch nicht in Betracht bei der Untersuchung der Frage nach einer Homologie der Rippen und Parapophysen.

Die unteren Bögen des Rhodeus.

Bekanntlich werden in der Schwanzwirbelsäule der Urodelen neben Querfortsätzen Hämapophysen entwickelt. Wodurch ist das gleichzeitige Vorkommen beider Stücke veranlasst und ermöglicht? Die erstere Frage ist wohl in folgender Weise zu beantworten: Im Rumpf der Urodelen zeigt, im Vergleich zu Fischen, die ventrale Partie des Musculus lateralis schon eine hohe Differenzirung. Dagegen erinnert die Muskulatur des Urodelenschwanzes an das primitive Verhalten und an die segmentale Anordnung, wie sie bei Fischen auftritt. Daher war im Schwanz der Urodelen die Verlängerung der Querfortsätze, durch welche im Rumpf die Bildung der Rippen eingeleitet wird, nicht mehr veranlasst. Auch konnten hier zur Bildung des Caudalkanales Rippen nicht mehr abgegliedert werden, weil der von ihnen umschlossene Raum die Caudalhöhle an Ausdehnung weit übertroffen hätte. Die Möglichkeit zur Bildung unterer Bögen im Urodelenschwanz ist gegeben durch die Verwandtschaft der Amphibien mit den älteren Fischen und durch ihre Abstammung von diesen. Die unteren Bögen treten als vererbte Stücke im Schwanz der Urodelen zum Schutz der caudalen Gefäße wieder auf. Diesen Hämapophysen können ihrer Genese und morphologischen Bedeutung nach nicht homolog sein die bei den Teleostiern auftretenden caudalen Spinalbogenbildungen, denn letztere werden durch Parapophysen hervorgerufen, welche in ihren Lagebeziehungen sich den Verhältnissen des Schwanzes angepasst haben.

Es wurde bereits erwähnt, dass im Vorder- und Mittelrumpf des Rhodeus außer den Seitenfortsätzen noch segmentale, ventrale Bögen auftreten, welche den Hämapophysen der Urodelen und Selachier zu entsprechen scheinen.

Diese unteren Bögen des Rhodeus entstehen früh. Schon bei Thieren von 10 mm Länge treten sie auf als ziemlich starke Faserzüge. Bei Rhodeus von 14—18 mm Länge haben sie mächtige Ausbildung erlangt. Sie bestehen aus fibrösem Gewebe mit langen spindelförmigen Bindegewebszellen und sehr zahlreichen Fasern (Fig. 14—16). Sie entspringen immer am hinteren Theil der Parapophyse, an derem ventralen Rand und gehen mit ihrem oberen,

sehr verbreiterten Ende in das Perichondrium, resp. wo der Seitenfortsatz bereits von einem Knochenmantel umgeben ist, in sein Periost über. Die unteren Bögen sind also Ausläufer der Parapophysen, und da die Basis dieser von den Neurapophysen nicht zu trennen ist, Ausläufer des um die Chorda gebildeten Knorpelringes. Sie vereinigen sich in der Medianlinie ventral von der Aorta, umgeben diese also in einem Kanal und sind desswegen eigentliche Hämapophysen. Sie sind in dem Theil der Wirbelsäule, wo die rippentragenden Parapophysen dorsal von der Chorda entspringen, also im 5.—7. Wirbel besonders stark entwickelt (Fig. 14). Zugleich mit der ventralen Verlagerung der Seitenfortsätze nehmen die unteren Bögen nach hinten zu allmählich an Mächtigkeit ab, und zwar zuerst in ihrem ventralen Theil; ihre Basis und ihre Seitentheile behalten einstweilen noch massige Ausbildung. Im 11. und 12. Wirbel besteht ihr medianes Verbindungsstück noch aus einer 3—4fachen, mit Fasern untermischten Zellenreihe (Fig. 16). Im 13. Wirbel kommen sie in der Medianlinie nicht mehr zum Verschluss; ihr distales Ende geht anscheinend in die Wand der Aorta über. Im 14. Wirbel, wo die Parapophyse an die Basis der Chorda gerückt ist, sind untere Bögen nicht mehr vorhanden. Bei Rhodeus von 28 mm Länge sind die Hämapophysen straff fibröser Natur und an Bindegewebszellen ärmer geworden. Sie fehlen auch hier im Hinterrumpf, wo die Parapophysen eine ventrale Lage eingenommen haben. Bei 35 mm langen Thieren sind sie gleichfalls stark entwickelt, die Fasern haben im Verhältnis zu den Zellen an Menge weiter zugenommen.

Die Verhältnisse bleiben dieselben im ausgewachsenen Thier. Die eben beschriebenen Bogengebilde werden bei Rhodeus immer nur bindegewebig, nie knorpelig oder knöchern angelegt. Der Grund dazu ist wohl zu suchen in ihrer sekundären Bedeutung, nämlich zur Unterstützung der Seitenfortsätze und Rippen beizutragen und sie des Schutzes der Aorta zu entheben.

Nun besitzen doch, so weit bekannt ist, alle Knochenfische nur zwei Bogensysteme, die Neurapophysen und die Parapophysen; bei Rhodeus kommt aber in diesen unteren Bögen noch ein drittes hinzu. In Bezug auf letzteres müssen hier folgende zwei Fragen erledigt werden: 1) wodurch ist die Möglichkeit, 2) wodurch ist die Veranlassung zur Bildung unterer Bögen gegeben? Die erstere Frage ist wohl in folgender Weise zu beantworten: die Hämapophysen sind Gebilde, welche für die Knorpelfische charakteristisch sind. Von

diesen sind sie durch Vererbung in bindegewebigem Zustand auf solche alte ursprüngliche Teleostierformen übergegangen, wie sie durch Rhodeus repräsentirt werden. Die Veranlassung zur Bildung unterer Bögen ist zweifellos dadurch gegeben, dass die Seitenfortsätze im Vorderrumpf weit dorsal entspringen und in Folge dessen den großen subvertebralen Gefäßen nur einen unzureichenden Schutz gewähren. Der Beweis dafür ergiebt sich daraus, dass im Mittelrumpf, wo die Parapophysen allmählich mehr ventral rücken, die unteren Bögen nicht mehr dieselbe physiologische Wichtigkeit haben, wie vorn und desswegen weniger stark ausgebildet werden, und dass sie im Hinterrumpf, wo die Fortsätze ventral von der Chorda entspringen, überhaupt sich nicht mehr entwickeln, eben weil sie überflüssig wurden. Die unteren Bögen des Rhodeus haben dieselben Beziehungen zu den subvertebralen Gefäßen, wie die caudalen Bögen der Knochenfische zur Aorta descendens und Schwanzvene. Die Caudalbögen der Knochenfische sind aber ventral gelagerte Parapophysen, also Theile der oberen Bögen. Ihnen entsprechen die Hämapophysen des Rhodeus nur in der Leistung. Den Caudalbögen der Urodelen dagegen sind sie morphologisch und physiologisch gleichwerthig. Homolog sind die unteren Bögen des Rhodeus ferner den Hämalbögen der Selachier und Ganoiden; denn beide Gebilde sind Abzweigungen des um die Chorda geschlossenen Knorpelringes, resp. des knorpeligen Wirbelkörpers. In folgenden Punkten unterscheiden sich aber die Selachier- und Ganoidenhämalbögen von denen des Rhodeus: erstere haben neben dem Schutz, welchen sie den subvertebralen Gefäßen des Rumpfes verleihen, noch der Muskulatur zur Befestigung zu dienen und die Rumpfhöhle zu umschließen; sie werden desswegen erstens knorpelig gebildet und tragen zweitens als abgegliederte Stücke Rippen. Die Hämapophysen des Rhodeus aber treten nur in bindegewebigem Stadium auf; die Produktion der Rippen fällt hier den Parapophysen zu.

Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

Kurz zusammengestellt sind die Ergebnisse vorstehender Arbeit in den wichtigsten Punkten folgende:

1) Bei Knochenfischen ist ein regelmäßiges, einschichtiges Chordaepithel vorhanden. Die Chorda wird umgeben von einer zellenlosen Scheide. Außerhalb dieser befindet sich eine zellenlose elastische Membran.

2) Bei Rhodeus wird der obere Bogen und die Parapophyse jeder Seite gemeinsam in einem Häufchen von Knorpelzellen angelegt, welches seitlich von der Chorda liegt und zuerst dorsalwärts als Ausläufer die Neurapophyse, kurz darauf seitlich die Parapophyse aussendet. Diese entspringt im Vorderrumpf dorsal von der Chorda aus dem oberen Bogenschenkel und ist als ein Theil der Neurapophyse aufzufassen.

3) Bei Forellen hat scheinbar eine Diskontinuität zwischen den oberen Bögen und Parapophysen stattgefunden; beide stehen aber noch durch das zwischen ihnen sich hinziehende Perichondrium in Zusammenhang.

4) Bei Rhodeus verschmelzen die oberen Bögen zu dem medianen Dornfortsatz; eben so bei Forellen im Hinterrumpf und Schwanz. Im Vorder- und Mittelrumpf legen sie sich parallel an einander, Dornfortsätze werden hier nicht gebildet. Dagegen entstehen in dieser Region bei Forellen, unabhängig von den Schenkeln der knorpeligen Neurapophysen, über der Medulla, unter dem Ligamentum longitudinale superius kleine Knorpelstücke, welche der bei anderen Teleostiern zwischen Längsband und Rückenmark gebildeten Querbrücke entsprechen. Sie verknorpeln früher als die Schenkel der oberen Bögen und repräsentiren den ursprünglichen dorsalen Verschluss über dem Rückenmark.

5) Knorpelige Träger von Rückenflossenstrahlen sind bei Salmoniden und Rhodeus über den ganzen Rücken, weit über den Bereich der Flosse ausgebildet, ein Beweis, dass diese sich früher ebenfalls über den ganzen Rücken erstreckt hat.

6) Bei Rhodeus kommt, besonders im Vorderrumpf, eine außerordentlich große Menge von Knorpel im Umkreis der Chorda zur Ausbildung. Die Chorda wird hier von einem fast allseitig geschlossenen Knorpelring (gemeinsame Basen der oberen Bögen und Parapophysen jeder Seite) umgeben. Seiner Wirbelsäule nach zu urtheilen erscheint Rhodeus als alterthümliche Form. Bei Forellen ist die um die Chorda zur Entwicklung gelangende Knorpelmenge sehr reducirt, die Forelle daher als jüngere typische Teleostierform aufzufassen.

7) Bei Rhodeus entspringen im Vorderrumpf die Seitenfortsätze dorsal von der Chorda aus den oberen Bögen; im Mittelrumpf seitlich in halber Höhe der Chorda, im Hinterrumpf seitlich ventral von dieser. Im Schwanz verschmelzen sie unter der Caudalvene zu einem medianen unpaaren Dornfortsatz. Diese caudalen Bögen des Rhodeus

sind, wie leicht zu verfolgen war, ventral gerückte Parapophysen, aber keine Hämapophysen. Knochenfische besitzen überhaupt solche nicht, ausgenommen vielleicht Rhodeus im Vorderrumpf. Gleichzeitig mit dieser nach hinten zu fortschreitenden ventralen Verlagerung der Seitenfortsätze gelangen geringere Knorpelmengen in ihnen zur Ausbildung.

Bei Forellen haben auch die Parapophysen des Vorderrumpfes schon dieselbe Stellung, wie bei Rhodeus im Hinterrumpf, also seitlich ventral von der Chorda.

8) Die Rippen des Rhodeus und der Forelle sind Abgliederungen der Parapophysen. Die der Forelle entstehen ganz knorpelig, die des Rhodeus nur theilweise, nämlich in ihrem proximalen Abschnitt: der Rippenkörper ossificirt dagegen direkt.

9) Wenn die Voraussetzung richtig ist — und das ist zweifellos der Fall —, dass die Neurapophysen der Knochenfische (Rhodeus) denjenigen der Amphibien als Homologa entsprechen, dann sind auch die Parapophysen, resp. Querfortsätze beider als Abgliederungen derselben Stücke homolog; dann sind endlich auch die Rippen der Teleostier homolog denen der Amphibien, weil sie wieder gleiche Theile derselben Stücke sind.

10) Die Rippe ist eine Abgliederung der Parapophyse. In letzterer, mag sie bindegewebig oder knorpelig sein, ist das Element der ersteren immer so lange enthalten, bis sie abgegliedert ist. Nun werden Rippen nur im Rumpf abgegliedert, im Schwanz dagegen nicht mehr. Hier sind sie enthalten in den ventral gerichteten und median verschmolzenen Seitenfortsätzen.

Die Parapophysen + Rippen des Rumpfes gehen also in die den Caudalkanal bildenden Bögen des Schwanzes über.

11) Im Hinterrumpf konvergiren die Parapophysen und die auf ihnen sitzenden Rippen immer mehr; in den letzten Rumpfwirbeln der Salmoniden und Cyprinoiden sind die Parapophysen + nicht mehr abgegliederten Rippen unter der Aorta durch eine mediane Querbrücke verbunden. Diese Region zeigt also Kanalbildungen, welche dem Caudalkanal entsprechen. Nachträglich entstehen in jenen letzten Rumpfwirbelbezirken noch Rippen neben den queren Verbindungsbrücken der Parapophysen. Sie verknorpeln aber unabhängig von dem Stammskelet und sind, da jene früher verknorpelnden Verbindungsbrücken der Fortsätze schon die Elemente der primären Rippen enthalten, als nachträglich gebildete, sekundäre Rippen aufzufassen.

12) Im Vorderrumpf des Rhodeus finden sich außer den oberen Bögen und den von ihnen abgezweigten, rippenabgliedernden Parapophysen noch starke, fibröse, die Aorta umschließende Gebilde, welche von dem die Chorda umgebenden Knorpelring sich abzweigen. Sie sind im Vorderrumpf, wo die Seitenfortsätze weit dorsal entspringen, stärker entwickelt als im Mittelrumpf, wo diese allmählich mehr ventral rücken. Im Hinterrumpf fehlen sie. Diese fibrösen, nicht verknorpelnden oder verknöchernden Züge sind als Hämapophysen aufzufassen. Sie sind Homologa der unteren Bögen des Urodelenschwanzes, eben so der Selachier- und Ganoidenhämalbögen. Sie unterscheiden sich von letzteren nur dadurch, dass sie keine Rippen bilden, da diese Funktion bei Knochenfischen den Parapophysen zufällt.

Litteraturverzeichnis.

1) F. M. Balfour, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
2) —— and W. Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Philos. transact. of the Royal Society. II. 1882.
3) Bruch, Osteologie des Rheinlachses.
4) Calberla, Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morpholog. Jahrbuch. 1877.
5) O. Cartier, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXV. Suppl.
6) E. Dursy, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.
7) E. Fick, Zur Entwicklungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1879.
8) C. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie.
9) —— Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift. Bd. III.
10) —— Über das Skeletgewebe der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift. Bd. V.
11) —— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Amphibien und Reptilien.
12) —— Einige Bemerkungen zu Goette's Entwicklungsgeschichte der Unke. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I.
13) A. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke.
14) —— Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 2. Ganoiden und 3. Plagiostomen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV.

15) A. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 5. Die Teleostier. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XVI.

16) B. Grassi, Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Atti della R. Accademia dei lincei. 1882—1883.

17) —— Beiträge zur näheren Kenntnis der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. Auszug. Morpholog. Jahrbuch. 1883.

18) C. Hasse, Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879.

19) —— Beiträge zur Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.

20) —— Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LIII. Suppl. 1892.

21) —— und Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zoolog. Anzeiger. 1879.

22) B. Hatschek, Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. IV.

23) O. Hertwig, Über die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift. 1880.

24) —— Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883.

25) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1889.

26) —— Untersuchungen über das Ende der Wirbelsäule der lebenden Ganoiden und einiger Teleostier. 1860.

27) —— Über die Beziehungen der Chorda zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. X.

28) —— Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge. Bd. III. 1872.

29) A. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XI. No. 4.

30) —— Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

31) Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853.

32) Lotz, Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XIV.

33) Lvoff, Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1887. No. 2.

34) Mihalkovicz, Wirbelsaite und Hirnanhang. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XI. 1875.

35) Aug. Müller, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1853.

36) Joh. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. I. Osteologie und Myologie.

37) Wilh. Müller, Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena. I. Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI. 1871.

38) Perepelkin, Sur la structure de la notocorde de la lamproie. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1878. No. 1.
39) Rabl, Über die Differenzirung des Mesoderms. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Würzburg. Anatom. Anzeiger. III. 1888. Nr. 23—25.
40) G. Retzius, Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1881.
41) Joh. Rückert, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1888.
42) Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
43) H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. I. Die Fische. 1854.
44) Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXII. 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I—III.

Allgemeine Bezeichnungen.

Ao Aorta,
Br Verbindungsbrücke der oberen Bogen, zwischen dorsalem Längsband und Rückenmark,
Cc Caudalkanal,
Ch Chorda,
ChE Chordaepithel,
ChPr Chordazellprotoplasma,
ChS Chordascheide,
ChV Chordavakuolen,
d.Pr.sp oberer Dornfortsatz,
E.e Elastica externa,
G Gefäß,
Kn Knochensubstanz,
L.l.s Ligament. longitudinale superius,
m Seitenrumpfmuskulatur,
M Rückenmark,
Mr Markräume im Knorpel,
O.B oberer Bogen,
Pa Parapophyse,
Per Perichondrium,
R Rippe,
R_1 sekundäre Rippe,
Rk Rippenkopf,
Sc.S skeletogenes Gewebe,
T.Fl Träger der Rückenflossenstrahlen,
U.B unterer Bogen,
VW Vakuolenwände.

Tafel I.

Fig. 1. Vakuolisirung der Chorda. Aus einem Längsschnitt durch einen 4 mm langen Rhodeus. Zeiss Immers. K. Ocular 1.
Fig. 2. Chordaepithel und Vakuolen. Querschnitt durch die Chorda eines Rhodeus von 7 mm Länge. Zeiss Immers. K. Ocular 1.
Fig. 3. Chordaepithel von der Fläche gesehen. Aus einem Frontalschnitt durch Rhodeus, 7 mm lang. Zeiss Immers. K. Ocular 1.
Fig. 4. Epithel der isolirten Chorda einer 20 mm großen Forelle. Mit Argentum nitricum 1% behandelt. Flächenbild. Zeiss Immers. K. Ocular 1.

Fig. 5. Theil eines Querschnittes durch den Mittelrumpf einer Forelle von 24 mm Größe. Glycerinpräparat. Zeiss Immers. K. Ocular 1.

Fig. 6. Aus einem Querschnitt durch die Chorda einer mit Salpetersäure andauernd behandelten 24 mm langen Forelle. Die Elastica externa (*E.e*, hat in Folge der Quellung der Chordascheide krausenförmige Gestalt angenommen. Zeiss Immers. K. Ocular 1.

Fig. 7. Ausbreitung der skeletogenen Schicht. Theil eines Querschnittes durch den Hinterrumpf eines Rhodeus von 7 mm Länge. Leitz Obj. 7. Ocular 1.

Tafel II.

Fig. 8. Gemeinsame Anlage der Basis des oberen Bogens und der Parapophyse im Stadium des Vorknorpels. Theil eines Querschnittes durch den Vorderrumpf eines 7,5 mm langen Rhodeus. Zeiss Immers. K. Ocular 1.

Fig. 9. Gemeinsame knorpelige Anlage des oberen Bogens und der Parapophyse. Aus einem Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Rhodeus von 8 mm Länge. Zeiss Immers. K. Ocular 1.

Fig. 10—12. Drei Entwicklungsstadien der zwischen Medulla oblongata und Ligamentum longitudinale superius entstehenden queren Verbindungsbrücke der Neurapophysen.

Fig. 10 giebt den Theil eines Querschnittes durch den Vorderrumpf einer 16 mm langen Forelle wieder. Die knorpelige Neurapophyse (*O.B*) endigt unterhalb des oberen Niveau des Rückenmarkes; ihr darüber liegender Theil ($O.B^1$) ist noch bindegewebig, eben so die Verbindungsbrücke (Br^1).

Fig. 11 zeigt den Theil eines Querschnittes durch den Vorderrumpf einer 24 mm langen Forelle. Der dorsale Theil des oberen Bogens ist eben so wie die Verbindungsbrücke (*Br*) knorpelig geworden.

Fig. 12 aus einem Querschnitt durch den Vorderrumpf einer Forelle von 26 mm Länge.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Mittelrumpfwirbel von einem 6 cm langen Aal. Die knöchernen oberen Bögen sind durch eine, unmittelbar über dem Rückenmark, zwischen diesem und dem dorsalen Längsband sich hinziehende knöcherne Querbrücke (*Br*, verbunden. Der distale Theil der Neurapophysen ($O.B^1$) ist noch bindegewebig.

Fig. 14—18 (halbschematisch) zeigen die Vertheilung des Knorpels in den Parapophysen und die Lageverhältnisse der letzteren zu den oberen Bögen bei Rhodeus von 15 mm Länge. Jede dieser Abbildungen ist aus mehreren, auf einander folgenden Querschnitten kombinirt.

Fig. 14. Querschnitt durch den 5. Wirbel.
Fig. 15. Querschnitt durch den 7. Wirbel.
Fig. 16. Querschnitt durch den 11. Wirbel.
Fig. 17. Querschnitt durch den 16. Wirbel.
Fig. 18. Querschnitt durch den 19. Wirbel.

Tafel III.

Fig. 19. Querschnitt durch einen Mittelrumpfwirbel von Trutta fario, 26 mm lang.

Fig. 20—23. Vier Stadien der Entwicklung und Abgliederung der Rippe des Rhodeus. Halbschematisch. Querschnitte durch den 7. Vorderrumpfwirbel.

Fig. 20 von Rhodeus, 9 mm. Leitz Obj. 5. Ocular 1.

Fig. 21 von Rhodeus, 11 mm. Leitz Obj. 5. Ocular 1. Die Pfeilrichtung $x — y$ lässt die spätere Abgliederungsstelle erkennen.

Fig. 22 von Rhodeus, 14 mm. Leitz Obj. 5. Ocular 1.

Fig. 23 von Rhodeus, 28 mm. Leitz Obj. 5. Ocular 1. Aus mehreren auf einander folgenden Schnitten kombinirt. *F.G* fibrocartilaginöses Gewebe zwischen Rippe und Parapophyse. *Ost* Osteoblasten.

Fig. 24 *A. B.* Zwei auf einander folgende Querschnitte durch Parapophyse und Rippenanlage im Vorderrumpf einer 20 mm langen Forelle. Leitz Obj. 7. Ocular 2.

Fig. 25. Aus einem Frontalschnitt durch Trutta fario von 24 mm Größe. Leitz Obj. 7. Ocular 2. Entstehung des knorpeligen Rippenkopfes im Anschluss an die Parapophyse.

Fig. 26. Theil eines Querschnittes durch den Vorderrumpf einer 27 mm langen Forelle. Die Pfeilrichtung $x—y$ zeigt die Trennungsebene von Rippe und Parapophyse.

Fig. 27—31. Querschnitte durch die ventrale Hälfte des ersten Caudalwirbels (Fig. 31), des letzten Rumpfwirbels (Fig. 30), des drittletzten Rumpfwirbels (Fig. 29), des 6. resp. 7. Rumpfwirbels von hinten gerechnet (Fig. 28), des davorliegenden Rumpfwirbels (Fig. 27) einer Forelle von 26 mm Länge. Halbschematisch.

Ein Theil der Zeichnungen wurde von Herrn Universitätszeichner Krapf angefertigt.

Morphologische Studien an Tunicaten.

Von

Prof. W. Salensky
in Odessa.

I.

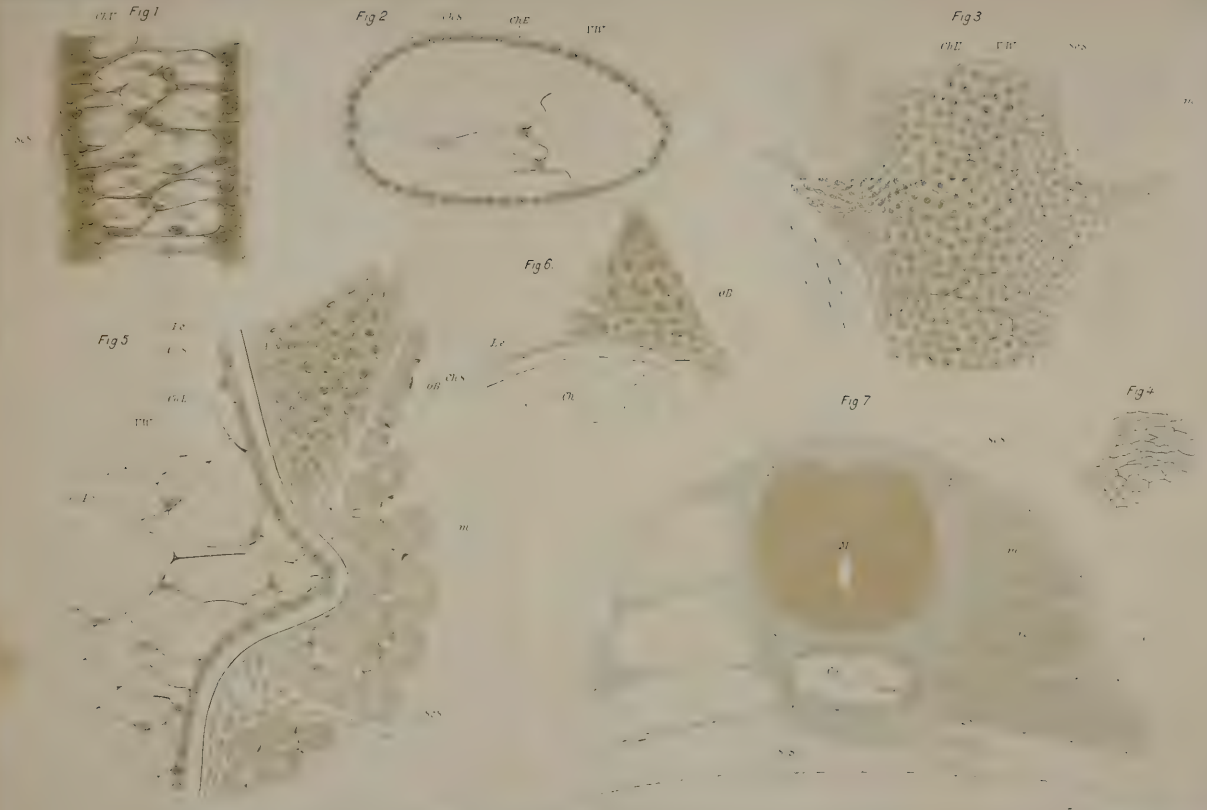
Über das Nervensystem der Larven und Embryonen von Distaplia magnilarva.

Mit Tafel IV und V.

Die vorliegenden Untersuchungen sind bei Gelegenheit meiner Studien über die Metamorphose der Distaplia magnilarva gemacht. Ich beabsichtigte dabei den Bau der Larve eingehend zu studiren, um die Anhaltspunkte für das Verständnis der Metamorphose zu gewinnen. Im Laufe dieser Untersuchungen ist mir der Bau und die Entwicklung des Nervensystems der Larve so aufgefallen, dass ich diesem Organ mehr Aufmerksamkeit als den anderen geschenkt habe; da in Folge dessen die Beschreibung des larvalen und des embryonalen Nervensystems nicht proportionell zu der der anderen Organe aufwuchs, so habe ich mich entschieden, dieselbe in einem besonderen Aufsatze zu veröffentlichen.

Die erste genaue Beschreibung des Nervensystems der Ascidienlarven stammt von Kowalevsky her[1], welcher eine detaillirte Beschreibung der Entwicklung des Nervensystems der Phallusia mamillata gegeben hat. Kowalevsky unterscheidet im Nervensystem der

[1] Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VII. pag. 116—119.



Willi Lugelmann

Fig. 8.

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12.

Fig. 13

Fig. 14.

Fig. 15

Fig. 16.

Fig. 17

Fig. 18

W. Engelmann Wilh. Engelmann in Leipzig

Fig. 19

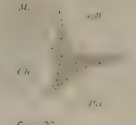


Fig. 20

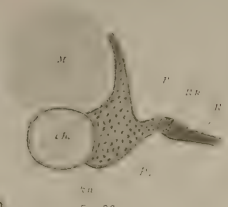


Fig. 22

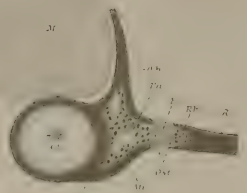


Fig. 23

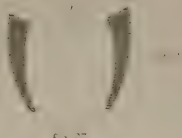


Fig. 27

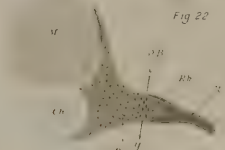


Fig. 21

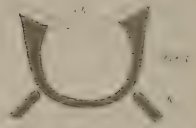


Fig. 28

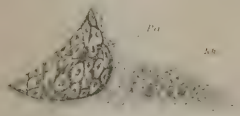


Fig. 24 B

Fig. 26

Fig. 29

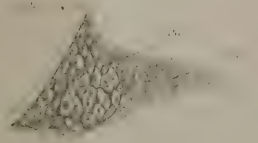


Fig. 24 A

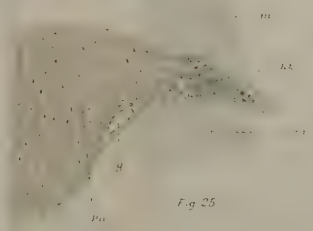


Fig. 25

Fig. 31

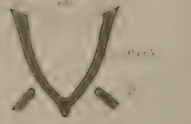


Fig. 30

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. F. A. Brockhaus, Leipzig

Phallusia drei Theile, welche er als Blasen: Gehirn- und Rumpfblase und Rückenmark bezeichnet; er beschränkt sich hauptsächlich auf die Beschreibung der Gehirnblase (Sinnesblase) und hat die Verbindung derselben mit der Mundhöhle, welche die Anlage des Trichters repräsentirt, konstatirt.

Ganin[1] giebt in seiner Arbeit über die Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien eine kurze Beschreibung der Entwicklung des Gehirns bei den Embryonen und bei den Knospen des Botrylloides und des Didemnium (Diplosoma) und hebt dabei hervor, dass das Gehirnganglion und der Trichter aus einer und derselben Anlage, nämlich aus der Gehirnblase entstehen, welche sich in der Mitte schnürt und in diese beiden Organe sich theilt.

In der der Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane der Tunicaten gewidmeten großen Arbeit von Ussow[2] findet man auch einige Angaben über die Entwicklung des Gehirns der Ascidien, die aber zu der Beschreibung von Kowalevsky sehr wenig beitragen.

Die eben erwähnten Arbeiten haben sehr wenig die Verwandlung des Larvengehirns zum definitiven Gehirnganglion berücksichtigt. Diese Lücke war vollständig durch die schönen Untersuchungen von E. van Beneden und Julin[3] erfüllt. Die beiden belgischen Forscher geben eine so genaue Beschreibung des larvalen Nervensystems und der Metamorphose desselben bei der definitiven Ausbildung der Ascidie, dass ihre Untersuchungen in der That einen festen Grund für die weiteren Studien über den Bau und die Entwicklung dieses Organs bilden. Aus der Beschreibung von E. van Beneden und Julin geht hervor, dass das bleibende Gehirnganglion durch die Verdickung der ursprünglich einschichtigen Epithelwand der Gehirnblase entsteht und dass der hintere, von Kowalevsky als Rumpfganglion bezeichnete Theil der Gehirnblase in den Visceralnerv übergeht. Ein wichtiger Punkt, in dem die beiden Forscher von den früheren Angaben von Kowalevsky divergiren, ist die Entwicklung des Trichters. E. van Beneden und Julin stellen die Verbindung der Gehirnblase mit der Mundhöhle in Abrede und behaupten, dass

---

[1] Ганинъ. Исторія развитія сложныхъ асцидій. Nachrichten aus der Warschauer Universität. 1870.

[2] Усовъ. Прибавленія къ познанію оболочниковъ. Извѣстія Имп. общ. люб. Ест. T. XVIII. Вып. 2.

[3] E. van Beneden et Julin, Le système nerveux central des Ascidies adultes etc. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. T. VIII. 1884.

die Entwicklung des Trichters und der sog. Hypophysis ausschließlich aus der Ausstülpung der Mundhöhle sich ausbildet. Diese Behauptung wurde durch die späteren Arbeiten nicht bestätigt.

Die ein Jahr nach den Untersuchungen von VAN BENEDEN erschienene große Arbeit von SEELIGER[1] über die Entwicklung der Ascidien bringt eine sehr oberflächliche Beschreibung des Baues und der Entwicklung des Ascidiengehirns. Die SEELIGER'sche Behauptung über den mesodermalen Ursprung des Gehirnganglions und der Hypophysisdrüse ist sehr schwach begründet und wird schwerlich viele Anhänger finden.

Was speciell das Nervensystem der Distaplia anbetrifft, so sind in dem letzten Decennium viele Untersuchungen erschienen, die mehr oder minder genau dieses Organ in Betracht ziehen. DELLA VALLE, dem wir die Entdeckung der eigenthümlichen Fortpflanzungsart der Distaplia verdanken, bespricht in einigen Zeilen den Bau des Nervensystems[2] und speciell des Gehirns bei der Larve; die Untersuchungen des italienischen Forschers beziehen sich hauptsächlich auf den anatomischen Bau des genannten Organs und seine Beschreibung beschränkt sich mehr auf die äußere Form desselben. DELLA VALLE nimmt an, dass der Flimmertrichter einen Theil des Nervensystems bildet, bezeichnet aber den hinteren Theil des Larvengehirns — das Rumpfganglion — aus den für mich nicht ganz verständlichen Gründen als eine Fortsetzung des Flimmertrichters.

DAVIDOFF[3] giebt in seinen bis jetzt nicht vollendeten Untersuchungen über die Entwicklung der Distaplia magnilarva eine ausführliche Beschreibung der ersten Entwicklungsstadien des Nervensystems, wo die Gehirnblase nur etwa angedeutet ist; er giebt doch an, dass das Gehirnganglion aus einer vorderen Verdickung der primitiven Gehirnblase seinen Ursprung nimmt.

LAHILLE[4] behauptet, dass zwischen der Sinnesblase (vesicule sensorielle) und Flimmertrichter (pavillon vibratile) bei den Larven der Distaplia magnilarva zwei Ganglien vorhanden sind, von denen

[1] O. SEELIGER, Entwicklungsgesch. d. soc. Ascid. Jenaische Zeitschrift. Bd. XVIII.

[2] DELLA VALLE, Nuove contribuzione alla storia naturale delle Ascidie composte. Memorie delle Acad. dei Lincei. 1880—1881.

[3] DAVIDOFF, Untersuchungen zur Entwickl. der Distaplia magnilarva. Mitth. aus d. Zoolog. Station zu Neapel.

[4] LAHILLE, Recherches sur les tuniciers des côtes de France. 1890. III. pag. 173.

eins gegenüber der ersten, das andere gegenüber der vierten Reihe der Kiemenöffnungen liegt; die beiden Ganglien sind durch das Nervenrohr verbunden, von dem sie sich entwickeln. Das untere von ihnen betrachtet Lahille als »Ganglion caudale«, weil alle die von ihm austretenden Nervenfasern sich in den Schwanztheil begeben. Er verweist dabei auf Fig. 101 seines Buches, wo ich aber keine »fibres nerveuses« auffinden konnte. Die beiden Lahille'schen Ganglien konnte ich nicht nachweisen. Lahille hat weiter ganz richtig erkannt, dass das Nervenrohr in die Kiemenhöhle ausmündet und dass diese Öffnung nichts Anderes als den Flimmertrichter darstellt. Diese Angabe kann ich vollkommen bestätigen. Bei der Betrachtung der Sinnesblase bemerkt Lahille, dass die asymmetrische Lage derselben die Atrophie der Augen und Gehörorgane der rechten Körperseite bedingt, und dass man distinkte Spuren dieser atrophirten Organe immer finden kann. Er behauptet sogar, dass in den atrophirten Augen die drei Linsenzellen vorhanden sind, nur blieben sie immer rudimentär. Als eine Ursache von der Verschiebung der Sinnesblase und folglich der asymmetrischen Entwicklung der Sinnesorgane betrachtet Lahilde die Bildung des Ganglions, welches durch seinen Druck die Sinnesblase seitwärts schiebt. Diese Erklärung scheint mir um so weniger plausibel zu sein, als das Gehirnganglion viel später als die Sinnesblase erscheint und desswegen keinen Einfluss auf die Entwicklung der letzteren ausüben kann. Was die rudimentären rechten Sinnesorgane der Distaplialarven anbetrifft, so muss ich gestehen, dass ich sie bei dem sorgfältigsten Suchen nicht entdecken konnte.

Vor einigen Monaten sind noch zwei Aufsätze über die Entwicklung des Nervensystems bei den Ascidien erschienen, welche beide hauptsächlich die Entstehung der sog. Hypophysis behandeln. Einer von diesen gehört dem Dr. J. Hjort[1] und bezieht sich auf die Entwicklung des Gehirns der Distaplia magnilarva, der andere von Willey[2] bespricht die Entwicklung desselben Organs bei der Clavellina und bei der Ciona intestinalis. Die Hauptergebnisse beider Autoren bestehen in der Bestätigung der mehrmals (Kowalevsky, Lahille, Della Valle) ausgesprochenen Angaben von der Ausmündung der Gehirnblase in die Kiemenhöhle, welche scheinbar allen

[1] Hjort, Zum Entwicklungscyklus d. zusammenges. Ascidien. Zool. Anz. Nr. 400.

[2] Willey, On the Development of the Hypophysis in the Ascidien. Ebenda.

Tunicaten (vgl. meine Untersuchungen über die Entwicklung der Salpen. in: Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXVI) gemein ist.

Bei meinen Untersuchungen habe ich die Eier und Embryonen von Distaplia in der Davidoff'schen Flüssigkeit (Sublimat-Essigsäure) gehärtet. Als Färbungsmittel für die Distaplia-Eier, sowie für Eier und Embryonen der Synascidien überhaupt kann ich den P. Mayer-schen Hämalaun, und besonders für die Färbung der Schnitte, empfehlen.

Die Larven und Embryonen von Distaplia magnilarva bieten ein klassisches Objekt für das Studium des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Nervensystems dar. Man findet kaum eine andere Ascidie, bei welcher die Nervenelemente so groß und deutlich erscheinen und bei welcher in Folge dessen die Ausbildung der verschiedenen Theile des Gehirns so nett und scharf hervortreten. Desswegen habe ich das Nervensystem der Distaplia als Ausgangspunkt für meine Studien über die Entwicklung dieses Organs in dem Ascidienstamme ausgewählt, und hoffe dann in meinen späteren Aufsätzen nochmals bei der Beurtheilung und der Vergleichung der Bauverhältnisse des Gehirns anderer Synascidien zum Gehirn der Distaplia zurückzukehren.

Das Nervensystem der Distaplialarven scheint im Vergleich mit dem der Clavellina mehr entwickelt zu sein, indem dasselbe bereits bei dem noch nicht ausgeschlüpften Embryo außer dem vollständig ausgebildeten Sinnesorgane noch das Gehirnganglion besitzt, welches, nach den Angaben von E. van Beneden und Julin, bei Clavellina erst nach dem Festsetzen der Larve seine vollständige Ausbildung erreicht. Die Ursache einer solchen fortgeschrittenen Entwicklung liegt vermuthlich in einer überhaupt viel höheren Organisation der Distaplialarven im Vergleich mit derjenigen der Clavellinen.

Im ausgebildeten Zustande besteht das larvale Nervensystem der Distaplia 1) aus einer ziemlich komplicirten Gehirnblase, 2) aus einem Rumpftheil oder Rumpfmark, und 3) aus einem Schwanztheil oder Rückenmark (Fig. 1 *Ghb*, *Rm*, *Rkm*). Die Grenzen zwischen diesen Theilen sind nicht schwer festzustellen. Die vordere Grenze des Rumpfmarkes liegt in der Stelle, wo die Höhle der Ganglienblase sich stark verengt und in einen engen Kanal übergeht (Fig. 3 *): die hintere Grenze ist durch das vordere Ende der Chorda angedeutet. Die nach vorn

und nach hinten von dem Rumpfmark liegenden Theile des Nervensystems stellen die Gehirnblase und das Rückenmark dar. Ich muss aber bemerken, dass diese Eintheilung des Nervensystems rein anatomisch begründet ist und nicht mit der Entwicklung der angegebenen Theile übereinstimmt, indem das Rumpfmark aus zwei verschiedenen Theilen besteht, von denen einer — das Epithelrohr — aus dem primitiven Nervenrohr, der andere — das Rumpfganglion — aus den Zellen der Gehirnblase entsteht. Fangen wir zunächst unsere Betrachtung mit der Gehirnblase an.

Trotz dem ziemlich komplicirten Bau der Gehirnblase der Distaplialarven kann man in derselben die primitiven, aus dem Nervenrohr unmittelbar entstandenen Theile von den später aus demselben herausgebildeten unterscheiden. Die ersteren sind epithelial. Die unveränderten Epithelzellen, deren Protoplasma ihren Dotter verdaut hat und in Folge dessen körnig geworden ist, färben sich mit Hämalaun sehr intensiv und lassen sich von den übrigen Elementen leicht erkennen. Die aus dem Epithel sekundär entstandenen verschiedenen nervösen Gebilde (wie z. B. die Retinazellen und die Zellen des Rumpfganglions), die eine feinfaserige Struktur ihres Protoplasma aufweisen, zeichnen sich durch die Form ihrer Kerne aus und verhalten sich gegen die Farben schwächer. Auf Grund dieser Färbungsunterschiede kann man schon aus der Untersuchung des anatomischen Baues des Larvengehirns über ihre Entstehungsweise sich eine ziemlich genaue und richtige Vorstellung machen. Die Gehirnblase stellt also ein blasenförmig aufgetriebenes Rohr dar, dessen vorderes Ende sich in die Mundhöhle öffnet, das hintere in das Rumpfmark übergeht und der mittlere Theil in eine weite Sinnesblase sich ausbuchtet. Die Sinnesblase, welche die mittlere Stellung in der Gehirnblase annimmt, theilt die letztere in drei Abtheilungen, welche wir als Blasen, und namentlich die vordere als Trichterblase (Fig. 5 *Tb*), die mittlere als Sinnesblase und die hintere als Ganglionblase bezeichnen werden.

Ich habe den vorderen Theil der Gehirnblase als Trichter- und nicht als Hypophysisblase desswegen bezeichnet, weil der letzterwähnte Name etwa auf die entodermale Entstehung derselben hindeuten könnte. Die Trichterblase stellt ein cylindrisches Rohr dar (Fig. 5 *Tb*), dessen vorderes Ende bei den ausgebildeten Larven in die Mundhöhle sich öffnet (Fig. 5 *Np*). Die offene Kommunikation zwischen den beiden Höhlen kommt doch erst in den späteren Entwicklungsstadien zur Ausbildung, indem bei den jüngeren Embryonen

zur Zeit der Cellulosenbildung) das vordere Ende der Trichter- resp. Gehirnblase noch blind geschlossen ist. Zu dieser Zeit kann man aber schon die Stelle bestimmen, wo der Durchbruch in die Mundhöhle geschehen wird, da die Wände der letzteren lange vor dem Durchbruche mit den Wänden der Gehirnblase verwachsen sind. Die Trichterblase liegt ursprünglich in einer und derselben Linie mit den übrigen Theilen der Gehirnblase; in Folge des später kommenden Wachsthums der Sinnesblase wird sie nach links abgelenkt und tritt in den Querschnitten als ein Anhang der linken Wand der Sinnesblase hervor (Fig. 2 *F*, *Tb*).

Was den histologischen Bau der Trichterblase anbetrifft, so besteht dieselbe aus ziemlich hohen cylindrischen Zellen, welche die der Mundhöhle bedeutend an Größe übertreffen; in Folge dessen ist die Grenze zwischen der Mundhöhle und der Trichterblase an der Ausmündungsstelle der letzteren sehr distinkt (Fig. 5 *Np*). In den letzten Entwicklungsstadien bekommen die Zellen des Trichters große Wimperhaare, die aber nur auf den vorderen Theil dieses Organs sich beschränken (Fig. 2 *D*, *Trb*: vgl. auch Fig. 2 *E* u. *F*, *Trb*).

Als Sinnesblase (Fig. 2 *F* und *G*, Fig. 3, 4, 5 *Sb*) bezeichne ich den ganzen mittleren Theil der Gehirnblase, deren rechte Wand sich blasenförmig aufgetrieben und dem Auge resp. dem Gehörorgan den Ursprung giebt. Nach hinten bildet diese Blase eine Falte, die Chorioideafalte, welche das Auge von der übrigen Wand abtrennt (Fig. 5, 5 *A—C*, *Chf*); hinter der Falte liegt die Grenze der Ganglionblase. Die vordere Grenze der Sinnesblase ist durch die Retina- und Corneazellen gebildet. Die linke Wand der Sinnesblase ist dünn und aus den kleinen Epithelzellen zusammengesetzt. Das Hauptinteresse knüpft sich an die obere und an die rechte Wand der Sinnesblase, welche in das Sinnesorgan verwandelt ist. In dem letzteren tritt zunächst eine kuchenförmige, aus einer verhältnismäßig geringeren Zahl von Zellen bestehende Ausstülpung hervor (Fig 2 *F* und *G*, 3, 4, 5 *Rt*), welche die Retina darstellt. Die kolossalen Zellen derselben sind nichts Anderes als die modificirten Epithelzellen der primitiven Wand der Gehirnblase, welche nur stark aufwachsen und ihre Struktur abändern. Durch ihre Struktur bieten sie am meisten Ähnlichkeit mit den gangliösen Zellen des Rumpfganglions dar. An den gut gelungenen Präparaten kann man die Grenze zwischen den Retinazellen ziemlich genau bestimmen und damit sich überzeugen, dass dieselben eine cylindrische oder konische Gestalt besitzen (Fig. 3 und 4 *Rt*). Die Größe der Zellen ist nicht überall dieselbe, indem

die Zellen der vorderen und der rechten Seite der Retina viel kleiner als an den entgegengesetzten Theilen sind. Die vordere Wand des Auges besteht aus sehr abgeplatteten Zellen, welche die Krystalllinse überziehen und derselben dicht anliegen. Indem sie einen runden Fleck bilden, durch welchen die Lichtstrahlen ins Auge durchdringen können, so will ich diesen Theil des Auges als Cornea (Fig. 2, 4 *Cr*) bezeichnen.

Das Protoplasma der Retinazellen hat einen eigenthümlichen Bau. Bei der Untersuchung mit starken Systemen (Imm. $^1/_{12}$ Zeiss) erweist sich dasselbe als aus einer großen Menge feinster Fäserchen bestehend, die entweder ganz regelmäßig vertheilt oder in der Peripherie viel dichter als im Centrum der Zellen angehäuft sind. Sehr interessant ist das Verhalten dieser Fäserchen zum aus dem Rumpfganglion austretenden und mit der Retina in Verbindung stehenden Nerv, welchen ich als N. opticus bezeichnen will (Fig. 4 *Nop*). Der letztere besteht aus feinen Fäserchen und tritt zu den oberen Theilen der Retinazellen, mit denen er sich verbindet. Verfolgt man den Verlauf der Nervenfäserchen an ihrer Verbindungsstelle mit der Retina, so kann man sehr deutlich sehen, wie dieselben in den peripherischen Theil der Retinazellen hineingehen und mit der Fasermasse derselben sich verlieren (Fig. 4). Es stellt sich dadurch eine unmittelbare Vereinigung des Nervus opticus mit den Zellenleibern der Retina her, welche offenbar für die Übertragung der Lichtempfindung in die centralen Theile des Nervensystems resp. das Rumpfganglion von großer Wichtigkeit sein muss. Die Kerne der Retinazellen haben auch einen charakteristischen Bau: sie sind sehr groß, oval, enthalten ein gut entwickeltes Chromatinnetz und zeichnen sich besonders durch ein stark lichtbrechendes Kernkörperchen aus.

Unter der kuppelförmigen Retina liegen zwei andere wesentliche Theile des Auges: die Pigmentschicht oder die Chorioidea und die Krystalllinse, von denen die erstere den hinteren, die letztere den vorderen Theil des Auges einnimmt. Die Chorioidea (Fig. 2, 3 und 4 *Pg*) hat eine schalenförmige Gestalt, liegt der Retina und der Krystalllinse dicht an und lässt im ausgebildeten Zustande selbst an feinsten Schnitten keine Kerne im Inneren unterscheiden. Sie besteht aus feinen, runden Pigmentkörnchen, welche im Centrum dicht zusammengehäuft, an der Peripherie locker angeordnet sind. Wenn man über die Struktur der Chorioidea nur nach dem Bau derselben bei den ausgebildeten Larven urtheilt, so könnte man dieselbe vielmehr für die Ausscheidung der Retinazellen halten; es zeigt sich

aber bei der Untersuchung der jüngeren Entwicklungsstadien, dass die Chorioidea eine ganz selbständige, aus Zellen gebaute Bildung ist, die erst später ihre Kerne verliert und in einen einfachen Pigmenthaufen sich verwandelt.

Die Krystalllinse (Fig. 2, 4 *L*) liegt im vorderen Segmente des Auges unmittelbar der Retina dicht an und ist theilweise von den Zellen derselben, theilweise von den Zellen der Cornea von außen bekleidet. Die untere Fläche derselben ist von dem Pigment der Chorioidea umhüllt. Die Krystalllinse besteht aus drei Zellen (diese Zahl scheint für alle Ascidien überhaupt konstant zu sein), welche zusammen eine Art Kegel zusammenstellen. Die Form der Linsenzellen ist eine verschiedene. In den Längsschnitten erscheinen sie oval (Fig. 4 *L*); wenn man aber dabei die Querschnitte untersucht, so überzeugt man sich gleich, dass jede nach vorn liegende Zelle eine rinnenförmige Gestalt hat und die hintere umfasst (Fig. 2 *g*, *L*). Die Linsenzellen zeichnen sich besonders durch ihren histologischen Bau von den anderen Zellen des Auges aus. Ihr Protoplasma ist glashell, stark lichtbrechend und vollkommen homogen; von dem in jüngeren Entwicklungsstadien vorhandenen Kern bleibt bei den ausgebildeten Larven keine Spur.

Die untere Wand der Sinnesblase besteht aus großen Zellen (Fig. 3, 4 *Gh*), die denjenigen der Retina nicht unähnlich sind und ebenfalls als Sinneszellen sich erweisen. Sie stellen eine sackartige Ausbuchtung der Blasenwand zusammen und stehen mit dem Rumpfmark mittels eines besonderen Nerven in Verbindung. Die Anwesenheit eines otolithenförmigen Körpers in diesem Theile der Sinnesblase lässt denselben als ein Sinnesorgan und namentlich als Gehörorgan betrachten. Die starke Pigmentirung dieses otolithenförmigen Körpers zeichnet denselben von allen derartigen Gebilden anderer Thiere besonders aus und lässt sich nicht durch die ihm zugeschriebene Funktion erklären. Der Otolith selber ist in eine Zelle eingeschlossen, deren Kern und ein feiner Protoplasmasaum noch bei den ausgebildeten Larven zu erkennen sind (Fig. 29 *Ot*).

Als Ganglienblase (Fig. 2 *H*, 3, 5, 5 *A*, *Glb*) bezeichne ich den hinteren erweiterten Theil der Gehirnblase, welche hinter der Chorioideafalte liegt und mit seinem hinteren Ende allmählich ins Rumpfmark übergeht. Sie ist trichterförmig nach vorn erweitert und besteht aus ziemlich kleinen, quadratischen Epithelzellen, die sich sehr intensiv färben. Die untere Wand der Ganglionblase ist mit dem hinteren Theil des Ganglions verwachsen und steht mit dem letzteren

nicht nur in anatomischem, sondern in genetischem Zusammenhang. Das bleibende Gehirnganglion entsteht aus einer Verdickung der unteren Wand der Ganglionblase (Fig. 3, 5 *Gg*), worüber man aus den Längsschnitten sich leicht überzeugen kann. Einer von solchen Schnitten ist auf der Fig. 3 abgebildet. Der Schnitt ist genau durch die Mittelachse des Embryo geführt und hat nicht nur die Gehirnblase, sondern auch das Rumpfmark getroffen. Die untere Wand der Ganglionblase ist gerade an der Grenze der Sinnesblase stark verdickt. Diese Verdickung (Fig. 3 und 5 *Gg*), welche nichts Anderes als die Anlage des Gehirnganglions darstellt, ist von der unterliegenden nervösen Schicht des Rumpfmarkes scharf geschieden, und zwar dadurch, dass ihre Zellen im Gegensatz zu denjenigen des Rumpfmarkes intensiv gefärbt erscheinen. Die Verbindung des Ganglions mit der Gehirnblase findet am hinteren Ende des ersteren statt, von dort aus nun wächst dasselbe ganz frei nach vorn, wie man auf Querschnitten (Fig. 2 *E*, *F*, *G*, *H*, *Gg*) am besten sich überzeugen kann. Das Gehirnganglion stellt einen ovoid-cylindrischen Körper dar, welcher zur Seite der Sinnesblase liegt und bis zur Trichterblase reicht. Es besteht aus einer peripherischen und einer centralen Schicht, von denen die erste aus kleinen Zellen, die zweite aus einer fibrillären Substanz zusammengesetzt ist. Die gangliösen Zellen der peripheren Schicht unterscheiden sich stark von den Nervenzellen des Rumpfmarkes; sie sind viel kleiner als die ersteren und mit feinem, sich stark färbenden Kern versehen. Die Kernkörperchen, welche für die Nervenzellen des Rumpfmarkes und der Retina so charakteristisch sind, konnte ich in den Zellen des Ganglions nicht entdecken. Durch ihr Verhalten zu den färbenden Stoffen sind sie den Epithelzellen des Nervensystems sehr ähnlich. Was ihre Form anbetrifft, so konnte ich dieselbe nicht genau bestimmen, da sie sehr zusammengedrängt sind und sich nicht leicht isoliren lassen. Das Gehirnganglion giebt einige Nerven ab, die aber selbst bei den ausgebildeten Embryonen noch zu kurz sind, um ihren Verlauf zu verfolgen.

Das Rumpfmark (Fig. 3 *Rm*, Fig. 6 *Rm*) stellt eine Portion des Nervensystems dar, welches die Gehirnblase mit dem Rückenmark verbindet. Es besteht aus zwei ihrem Ursprung nach verbindenden Theilen: aus einem epithelialen Kanal, welchen wir als dorsalen Kanal bezeichnen werden (Fig. 3 *Re*), und aus einer mächtigen Schicht der Nervenzellen (Fig. 3 *Ggch*), welche die Bauchseite und die laterale Seite des Rumpfmarkes bilden und für die ich Kowalevsky's

Namen »Rumpfganglion« beibehalten will. Die beiden Theile unterscheiden sich sowohl durch ihre Entstehung wie durch ihren histologischen Bau von einander. Der dorsale Kanal stellt einen Theil des primitiven Nervenrohres dar und besteht demgemäß aus einer Schicht kubischer Zellen; sein Lumen ist stellenweise vollkommen verschwunden, so dass an Längsschnitten dasselbe nur durch die zweireihige Anordnung der Epithelzellen und durch die Existenz einiger lückenförmigen Höhlen angedeutet ist. Das Rumpfganglion stellt eine mächtige Lage theilweise mit einander verschmolzener, theils abgetrennter großer Zellen dar, die einen Typus der nervösen Zellen unverkennbar tragen. Die Form der Rumpfganglienzellen erkennt man am besten an solchen Zellen, die man an der Peripherie des Schnittes antrifft (vgl. Fig. 3 *Gz*). Die Zelle hebt sich im Längsschnitte kugelförmig hervor und besteht in ihrem vorspringenden Theile aus einem feinkörnigen Plasma und einem großen Kern; ihr basaler Theil, mit welchem sie der übrigen Masse des Rumpfganglions anliegt, besteht aus einem feinen Faserfilz, welcher unmittelbar in die Fasermasse des Ganglions übergeht. Die übrigen Zellen, die man im Inneren des Rumpfganglions trifft, zeigen eigentlich die analogen Verhältnisse mit der eben beschriebenen. Um den Zellkern ist immer ein dichteres Protoplasma gesammelt, welches auch stärker imprägnirbar ist; nach der Peripherie der Nervenzellen nimmt das Protoplasma einen faserigen Bau an; da die Zellen des Rumpfganglions einander dicht anliegen, so verwischen die Grenzen zwischen ihnen und das Rumpfganglion stellt eine faserige Masse dar, in welcher große blasenförmige, mit Kernkörperchen und mit der reticulären Chromatinsubstanz versehene Kerne zerstreut sind. Im vorderen Theile des Rumpfganglions sind die Fäserchen netzförmig angeordnet, nach hinten zu nehmen sie eine der Längsachse des Körpers parallele Richtung an (Fig. 3 *Rm*). Die zwischen der faserigen Masse auftretenden Lücken sind wahrscheinlich durch die Resorption der Dottermasse entstanden.

Das vordere Ende des Rumpfganglions stellt die Ursprungsstelle desselben dar. Das Rumpfganglion bildet sich, wie weiter gezeigt wird, aus den Zellen der hinteren Wand der Sinnesblase und ist mit derselben auch während seiner vollkommenen Ausbildung verwachsen. Diese Verwachsungsstelle liegt axial, gerade unter der Anlage des Gehirnganglions, so dass man bei dem ersten Anblick annehmen könnte, als ob die beiden Ganglienmassen mit einander in Zusammenhang stehen.

Dieser Zusammenhang existirt in der That, ist aber nicht durch das Verwachsen der beiden Ganglien, sondern durch einen besonderen, aus dem Rumpfganglion heraustretenden Nerv bewerkstelligt. Die genaue Untersuchung der Quer- resp. Längsschnitte aus den Schlussstadien der Embryonalentwicklung der Distaplia zeigt weiter, dass das Rumpfganglion nicht nur mit dem Gehirnganglion, sondern auch mit der Sinnesblase resp. mit den Sinnesorganen in einer solchen Verbindung steht. Ich konnte namentlich drei solcher Nerven nachweisen, von denen zwei zu der Sinnesblase und einer zum Gehirnganglion gerichtet sind. Die beiden Sinnesnerven trifft man auf einem und demselben Längsschnitt (vgl. Fig. 4 *Nop* und *Nac*) zusammen. Einer von diesen ist ziemlich groß und dient zur Innervirung der Retina; er kann desswegen als Nervus opticus bezeichnet werden (Fig. 4 *Nop*). Er besteht aus lauter Fäserchen, zwischen denen kein einziger Kern zu entdecken ist. In seiner Ursprungsstelle ist der Nervus opticus viel breiter als in seinem peripherischen Ende; er verläuft in einer geraden Richtung und tritt in Verbindung mit den peripherischen Theilen der Nervenzellen, wo seine Fasern mit denjenigen der Retinazellen sich verbinden und wahrscheinlich zusammenfließen. Das Letztere ist um so mehr plausibel, als die peripherische Schicht der Retinazellen von dem übrigen Plasma derselben ziemlich scharf abgegrenzt ist. Der andere Nerv (Fig. 4 *Nac*) ist viel kleiner als der erstere, stellt eigentlich ein kurzes, quer verlaufendes Bündel von Nervenfasern dar, welches sich zum Otolithentheil der Sinnesblase richtet. Da der letztere als ein Gehörorgan betrachtet wird, so will ich den ihn innervirenden Nerv als N. acusticus bezeichnen. Über die Verbindung des N. acusticus mit den Epithelzellen des Gehörorgans kann ich wegen der äußerst unbedeutenden Größe dieses Nerven nichts berichten. Der dritte Nerv des Rumpfganglions ist derjenige, welcher die Verbindung dieses Ganglions mit dem Gehirnganglion vermittelt. Derselbe (Fig. 2 *G. H. Vb*) stellt einen starken, etwas nach links verlaufenden Nerv dar, welcher dem Gehirnganglion sich nähert (Fig. 2 *G* und etwas weiter nach vorn mit demselben zusammenfließt. Diese intergangliönäre Kommissur — wie ich diesen Nerv zu bezeichnen pflege — zeichnet sich von allen früher beschriebenen Nerven besonders dadurch aus, dass sie außer den Fäserchen noch die Nervenzellen enthält.

Die eben gegebene Darstellung des Baues des Nervensystems der Larve von Distaplia magnilarva zeigt, dass bei diesen Ascidien

das Nervensystem etwas komplicirter als bei den anderen, z. B. bei der Clavellina gebaut ist. Die Strukturverschiedenheiten können vielleicht durch die Größendifferenzen der Larven erklärt werden; sie beziehen sich hauptsächlich auf die Verdauungsnerven des Rumpfganglions mit der Sinnesblase und mit dem Gehirnganglion, welche bei Clavellina stark reducirt sein können und durch das unmittelbare Verwachsen des Rumpfganglions mit den Wandungen der Sinnesblase ersetzt werden. Ich glaube kaum, dass, wenn bei den Distaplialarven eine Innervirung der Retina und des Gehörorgans von Seite des Rumpfganglions vorkommt, dass dasselbe bei den übrigen Ascidien fehlen kann. Vielmehr muss man annehmen, dass diese Innervirung in einer mehr oder weniger modificirten Form bei allen Ascidien vorkommt. Wenn das in der That so ist, so muss das Rumpfganglion während der Metamorphose der Ascidien einem nicht unbedeutenden Funktionswechsel unterliegen. Die Verbindung desselben mit dem Sinnesorgan einerseits und mit dem Gehirnganglion andererseits weist auf eine bedeutende Rolle, welche dieses Ganglion im Leben der Larve spielen soll. Es stellt eigentlich ein Centrum dar, in welchem alle Empfindungen von den Sinnesorganen zugeleitet sind und von welchem sie dem Gehirnganglion mitgetheilt werden können. In dem Rumpfganglion selbst konnte ich keine zu den Muskeln oder den vegetativen Organen verlaufende Nerven entdecken; ich konnte aber im Gehirnganglion die Nerven nachweisen, die nach der Bauchseite der Larve gerichtet sind, obgleich diese Nerven zu kurz waren und nicht weit verfolgt werden konnten; doch kann ich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, dass diese Nerven zu den Muskeln des Kiemenapparates gelangen und dieselben mit ihren Ästen versorgen. Im letzteren Falle könnte das Rumpfganglion ein großes reflektorisches Centrum darstellen, welches durch die Vermittelung des Gehirnganglions die Erregung der Sinnesorgane den Muskeln zuleiten könnte. Es ist freilich nur eine Hypothese: als festgestellt muss man jedenfalls annehmen, dass das Rumpfganglion bei der Larve ein sensorielles Nervencentrum darstellt. Beim Eintritt der Metamorphose und der Zerstörung der Sinnesblase soll auch die Funktion des Rumpfganglions gewechselt werden. Nach den Angaben von E. van Beneden und Julin verwandelt sich das Rumpfganglion der Clavellina in einen Visceralnerv; ich kann das für Distaplia nicht bestätigen, weil bei derselben der ganze Larvenleib sammt dem Nervensystem zu Grunde geht.

Der Schwanztheil des Nervensystems oder das Rückenmark

unterliegt während der embryonalen Periode der Entwicklung einer regressiven Metamorphose. Im Stadium der Cellulosenbildung stellt dasselbe ein Rohr dar (Fig. 7 *H*, *Rm*), dessen obere Wand, welche aus zwei Zellenreihen besteht, bereits ziemlich stark reducirt ist. Der mittlere Theil der oberen Wand besteht aus einer äußerst feinen Membran, während die Zellenleiber der beiden Zellenreihen mehr nach den Seiten des Rückenmarksrohres verschoben sind. In den späteren Stadien konnte ich auf den Querschnitten nur stellenweise das Lumen des Rückenmarksrohres unterscheiden. Das letztere verwandelt sich in einen soliden Strang, welcher aus vier bis fünf Reihen von epithelartigen Zellen besteht.

Nachdem wir den Bau des Nervensystems der Larven kennen gelernt haben, wollen wir einige jüngere Entwicklungsstadien dieses Organs betrachten, um die Entstehungsweise der eben beschriebenen Bestandtheile des Larvengehirns klar zu legen. Ich will dabei mich nur an den Stadien aufhalten, in welchen die eben besprochenen Organe des Nervensystems sich zu differenziren beginnen. Die Anlage des Nervensystems beim Embryo von Distaplia magnilarva ist von Davidoff[1] so ausführlich beschrieben, dass ich nichts Wesentliches dazu beitragen kann. Die Differenzirung der Gehirnblase fängt etwas vor dem Beginn der Bildung des Cellulosenmantels an, denn zur Zeit des ersten Auftretens der Cellulosenzellen kann man bereits die Anlage aller Theile des Auges nachweisen, die aber in solchem Zustande sich befinden, welcher ganz bestimmte Schlüsse über ihre Entstehungsweise ziehen lässt.

Fig. 7—7 *H* stellt eine Reihe von Querschnitten durch den hinteren Theil der Larve im Stadium der Bildung des Cellulosenmantels dar. Der vordere Schnitt (Fig. 7) ist durch die Trichterblase geführt, welche die Form eines cylindrischen, nach vorn geschlossenen Rohres hat. Die bei der Larve vorhandene offene Kommunikation des Gehirns mit der Mundhöhle existirt zu dieser Zeit noch nicht, doch kann man schon jetzt die Verwachsung der Trichterblase mit der Mundhöhlenwand nachweisen und sogar die Stelle bestimmen, wo der Ausbruch der Gehirnblase geschieht (Fig. 7). Der auf Fig. 7 abgebildete Querschnitt ist genau durch diese Stelle geführt. In Folge des Druckes, welche die Trichterblase (*Trb*) auf die Mundhöhlenwand (*Mhw*) ausübt, gehen die Zellen der letzteren aus einander,

[1] Davidoff, l. c.

es bildet sich eine kleine Lücke, welche der Stelle genau entspricht, wo später der Neuroporus entsteht.

Die Sinnesblase, welche in fünf Schnitten (Fig. 7 *A—E*) dargestellt ist, stellt einen verhältnismäßig weiten und unsymmetrisch gestalteten Raum dar, dessen Wände hoch differenzirt sind und die Anlagen der verschiedenen Theile der Sinnesorgane repräsentiren. Die Rückenwand der Sinnesblase ist durch die stark ausgewachsenen Retinazellen gebildet, welche hügelförmig nach außen vorspringen und durch ihre bedeutende Größe und durch ihre Kerne sich erkenntlich machen. Die untere Wand der Sinnesblase sowie die Seitenwände derselben bestehen aus kleinen blasenförmigen, z. Th. noch dotterhaltenden Zellen.

Der Schnitt 7 *A* ist durch die Stelle geführt, wo die Bildung des sogenannten Otoliths stattfindet. Dasselbe bildet sich im Inneren einer unmittelbar am Rande der Retina liegenden Zelle der Sinnesblase, die sehr stark in der Höhle der Sinnesblase auswächst und eine birnförmige Gestalt annimmt (Fig. 7 *A*, *Otz*). Der schmale Basaltheil der Otolithenzelle ist noch den übrigen Epithelzellen eingereiht; er bildet einen Stiel, welcher den erweiterten und den Otolith beherbergenden Theil desselben trägt. Die freie Fläche der Otolithenzelle ist unregelmäßig gelappt, sie ist in der Mitte und in den Rändern etwas ausgehöhlt. Die mittlere Höhle dient zur Aufnahme eines linsenförmigen, vollkommen durchsichtigen Körpers (*Ot*), welcher die Anlage des Otoliths darstellt, während die Randgrube eine Stütze für die kappenförmige hemisphärische Pigmentschicht bildet (*Otk*), welche den jungen Otolith bedeckt. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die Pigmentkappe in der peripherischen Schicht des Otolithen selbst sich bildet. Da in den späteren Stadien der Otolith vollständig durch die Pigmentsubstanz durchdrungen ist, so muss man annehmen, dass die Bildung des Pigments von der Peripherie des Otoliths nach dem Centrum desselben schreitet.

Die drei folgenden Schnitte (Fig. 7 *B—D*) sind durch die Theile der Gehirnblase geführt, in welchen die Pigmentschicht des Auges und die Linsenzellen gebildet sind. Die Pigmentschicht bildet sich in dem oberen Blatte der Falte, welche wir oben bereits als Chorioideafalte bezeichnet haben und welche auch in weit späteren Stadien nachgewiesen werden kann. Fig. 7 *B* stellt einen Schnitt dar, welcher durch den hinteren Rand des Retinahügels und durch die Chorioideafalte geführt ist. Die Chorioideafalte ist nicht tief und lässt ihren zelligen Bau in dem jetzt in Rede stehenden Stadium

viel deutlicher erkennen, als es in den späteren Stadien der Fall ist, wo ihre Zellen zu stark pigmentirt sind. Die beiden Blätter der Falte sind von einander sehr verschieden. Das proximale Blatt besteht aus einer geringen Zahl großer Zellen, während das distale aus kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Ich konnte in dem proximalen Blatte höchstens drei Zellen unterscheiden, welche ihrer Größe und ihrem Bau nach den Retinazellen nicht unähnlich sind. Diese Ähnlichkeit äußert sich besonders stark in der Form und in der Größe ihrer Kerne, welche blasenförmig und oval sind und ein kleines, glänzendes Kernkörperchen enthalten (Fig. 7 *B*, *Chrf*, *Pgsch*). Die Peripherie dieser Zellen ist stark pigmentirt, doch dringt dieses Pigment, welches aus feinen Körnchen besteht, nicht weit in die Zelle hinein. Die Zellen des distalen Blattes der Chorioideafalte sind vollkommen pigmentfrei; sie sind dabei etwas abgeplattet und bieten einen allmählichen Übergang zu der Epithelschicht der Gehirnblase dar. Die Unterschiede, welche in dem Bau der beiden Blätter der Chorioideafalte sich nachweisen lassen, erklären sich dadurch, dass diese Falte gerade am Rande des Retinahügels resp. an der Übergangsstelle derselben zu den ungeänderten Epithelzellen der Gehirnblase sich bildet. In Folge dessen besteht sie aus beiderlei Elementen: aus den Zellen des Retinahügels und aus den Epithelzellen der Gehirnblase, welche beide sich in die beiden betreffenden Blätter anordnen. Die Pigmentzellen des Auges sollen also als abgeänderte Retinazellen betrachtet werden.

Oberhalb der Chorioideafalte, auf der unteren Fläche der Gehirnblase, trifft man in diesem Stadium die Anlage eines anderen Organs des Auges, die Linse an. Dieselbe ist durch drei Zellen dargestellt, die als Linsenzellen bezeichnet werden können (Fig. 7 *B*, *C*, *D*, *ds*, *a*, *b*, *c*). Zwei von diesen Zellen sind schon ins Innere des Auges gerückt und zwischen der Retina und der Chorioideafalte gelagert. Die dritte (Fig. 7 *C* und *D*, *a*) steht noch in Verband mit den Zellen der Gehirnblase und lässt somit die Frage von der Entstehung der Linsenzellen überhaupt bestimmt entscheiden. Die Linsenzellen lassen sich schon bei der schwachen Vergrößerung sofort durch ihr äußeres Aussehen von den übrigen Zellen unterscheiden. Ihr Protoplasma ist vollkommen klar, verhält sich indifferent zu den Färbungsmitteln und ist ziemlich stark lichtbrechend. In Folge dessen und Dank der ziemlich bedeutenden Größe dieser Zellen treten sie auf den gefärbten Schnitten sehr scharf hervor. Die Zelle *La* ist nach außen angelegt und stellt eigentlich nichts

Anderes als eine stark veränderte Epithelzelle der Gehirnwand dar, die nur durch die Beschaffenheit ihres Protoplasmas und durch ihre Form von den übrigen Zellen sich auszeichnet. Sie nimmt eigentlich die Form einer rinnenförmig ausgehöhlten Platte (Fig. 7 *D*, *La*) an und umfasst mit ihren Rändern die benachbarte Zelle *Lb*, welche schon in die Höhle des Auges eingeschoben ist. Die Zelle *Lb* hat eine ähnliche Form und verhält sich zu der benachbarten Zelle *Lc* in derselben Weise, indem sie einen Theil der letzteren in ihrer rinnenförmigen Höhlung hält (Fig. 7 *C*, *b* und *c*). Die drei Linsenzellen stellen in dieser Weise eine Zellensäule dar, deren äußere Zellen die nach innen von ihr liegenden umfassen.

Die Lagerung der Linsenzellen, die Einschiebung der beiden Zellen *Lb* und *Lc* ins Innere der Gehirnblase, der Verband der Zelle *La* mit den Epithelzellen der Gehirnwand lässt keinen Zweifel darüber, dass die Linsenzellen aus den Epithelzellen der Gehirnblase entstehen und dass allmählich eine nach der anderen ins Innere der Gehirnblase hineinwandere und unter der Retina ihren Platz nimmt. Die Vollendung dieses Aktes findet erst in den späteren Stadien statt und, so weit wir nach der Vergleichung des eben beschriebenen Stadiums mit dem definitiv entwickelten Auge urtheilen können, tritt nach der Einwanderung der letzten Zelle ins Innere der Gehirnblase eine Vernarbung der dadurch entstandenen Öffnung der Gehirnblase auf, welche durch die Verbindung der äußersten Retinazellen mit den hinter den Linsenzellen liegenden Zellen der Gehirnwand vermittelt wird. Die über der Linse liegenden Zellen der Gehirnwand platten sich ab und stellen den Theil der Gehirnblase dar, welchen wir als Cornea (Fig. 2, 5 *Cr*) oben bezeichnet haben.

Die Beurtheilung der eben beschriebenen Entwicklungsvorgänge des Auges lässt uns den Schluss ziehen, dass alle Theile der Sinnesblase: Retina, Linse, Pigmentschicht und Otolithenzelle durch die Differenzirung einer und derselben Epithelschicht der primitiven Gehirnblase entstehen.

Gehen wir nun zur Entwicklung des Rumpf- und Gehirnganglions über. Die Anlage des ersteren trifft man schon in dem jetzt beschriebenen Stadium an, die des letzteren kann erst in einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium beobachtet werden.

Auf den Fig. 7 *E*, *F* und *G* sind drei Querschnitte abgebildet, welche den hinteren Theil der Sinnesblase und den vorderen der Ganglionblase getroffen haben. Für die Orientirung der Lage der durchgeschnittenen Theile der Gehirnblase kann die Fig. 3 dienen,

in welcher der Gang der erwähnten drei Schnitte angedeutet ist (Fig. 3, 7 *E*, 7 *F* und 7 *G*). Der obere Theil der Schnitte Fig. 7 *E* und *F* ist durch die Retina eingenommen; unter derselben ist die Höhle der Ganglionblase gelegen, welche von der darunter liegenden unteren Ausbuchtung der Sinnesblase durch eine seichte Scheidewand abgetrennt ist. Dieselbe stellt den Rand der Falte dar, welche die beiden genannten Blasen von unten absondert und auf der Fig. 7 *F* sehr deutlich zu sehen ist. Auf dem vordersten von den drei angeführten Schnitten (Fig. 7 *E*) sieht man schon, dass die Zellen der linken Seite der Sinnesblase stärker als die benachbarten Zellen ausgewachsen sind und etwas nach außen hervorragen. Dieselben bilden die erste Anlage des Rumpfganglions aus. Die Hervorragung der Epithelzellen nimmt nach hinten zu und erscheint auf dem Schnitte Fig. 7 *F* in Form eines ziemlich bedeutenden Buckels, welcher aus cylindrischen resp. dreieckigen Zellen besteht, welche bereits aus dem Verband mit den anderen Zellen ausgetreten sind (Fig. 7 *F*, *Rmfgl*). Die Zellen behalten noch ihre Struktur und zeichnen sich von den übrigen Zellen der epithelialen Wand nur durch ihre bedeutendere Größe aus. Indem einige von den Epithelzellen in die Länge wachsen, nehmen sie eine ovale oder spindelförmige Gestalt an, so dass sie nur mit ihren schmalen vorderen Enden der Epithelschicht eingereiht sind, während ihr mittlerer und hinterer Theil außerhalb des Epithels liegen. Übrigens trifft man in der Anlage des Rumpfganglions allerlei Übergänge von den unveränderten quadratischen bis zu den stark modificirten spindelförmigen Zellen an. Der unmittelbar auf den Schnitt 7 *F* folgende Schnitt (Fig. 7 *G*) ist durch die Gehirnblase und das darunter liegende Rumpfganglion geführt. Die erstere erscheint im Querschnitt in Form eines Ringes; das Rumpfganglion stellt einen Haufen von großen, nicht scharf von einander abgetrennten und mit großen ovalen Kernen versehenen Zellen dar, deren Protoplasma feinstreifig ist und mehrere große Vakuolen enthält. Diese letzteren, welche auch in den späteren Stadien vorkommen, sind wahrscheinlich durch die Auflösung des Dotters entstanden. Das Rumpfganglion kann auf einer Reihe von Querschnitten ziemlich weit nach hinten verfolgt werden; es nimmt immer in der Dicke ab und stellt endlich (Fig. 7 *H*) eine schmale, unter dem Rückenkanal liegende Leiste dar. Zwischen dem Rückenkanal und dem Rumpfganglion konnte ich immer eine scharfe Grenze unterscheiden und muss daraus schließen, dass das letztere in keinem genetischen Zusammenhange zu dem ersteren steht und

dass also das ganze Rumpfganglion auf Kosten der aus der Epithelwand der Sinnesblase austretenden Zellen entsteht.

Die eben an den Querschnitten erhaltenen Ergebnisse in Bezug auf die Entstehung des Rumpfganglions können durch die Beobachtung der Längsschnitte bestätigt werden. Der auf der Fig. 8 abgebildete Schnitt durch das Gehirnganglion des Embryo von Distaplia magnilarva ist etwas nach links von der longitudinalen Achse geführt. Der Schnitt ist auch von einem etwas älteren Stadium als die Schnitte Fig. 7—7 *H* entnommen. Die obere Wand der Gehirnblase ist von der Retina eingenommen; die untere Wand stellt eine Verdickung dar, in welcher man die Anlage des Rumpfganglions erkennt (*Rmfgl*); zwischen diesen beiden Theilen ist die Verdickung der Ganglionblase gelagert, welche die Anlage des Gehirnganglions (*Gg*) repräsentirt. Betrachtet man die Anlage des Rumpfganglions näher, so erkennt man, dass dieselbe aus verschieden gestalteten Zellen besteht. Einige von diesen sind ziemlich weit von den Epithelzellen der Sinnesblase gestellt, die anderen liegen noch unmittelbar den Epithelzellen an und unterscheiden sich von den letzteren durch ihre mehr verlängerte Form. Bei diesen letzteren (Fig. 7 *a*, *b*) sind die Kerne etwas nach innen verschoben, obgleich sie noch ihre Form beibehalten. Die Stellung dieser Zellen in der Reihe der Epithelzellen kann den besten Beweis liefern, dass sie aus den Epithelzellen entstehen, und wenn man alle Zellen des Rumpfganglions genauer betrachtet, so kann man zwischen ihnen verschiedene Stadien der Verschiebung von den Epithelzellen nach hinten nachweisen. Man erkennt dabei, dass diese Lageänderung der Zellen nicht nur mit dem Wachsthum derselben, sondern mit der Veränderung ihrer Kerne verbunden ist. Die letzteren wachsen ebenfalls, bekommen dabei ein gut entwickeltes Chromatinnetz und ein stark lichtbrechendes Kernkörperchen, welche zusammen die besten Kennzeichen der Nervenzellen darbieten. Daraus kann erschlossen werden, dass die Nervenzellen des Rumpfganglions aus den Epithelzellen der Sinnesblase entstehen.

Die erste Anlage des Gehirnganglions konnte ich bei den Embryonen nachweisen, bei welchen der Cellulosenmantel bereits zwei bis drei Zellschichten mächtig ist (Fig. 8). Dieselbe unterscheidet sich sehr wenig von dem Zustande, welcher oben beschrieben wurde (Fig. 5—5 *C*); sie erscheint (Fig. 8 *Gg*) in Form einer Verdickung der Ganglionblase, die an der Grenze der Sinnesblase liegt. Die Anlage des Gehirnganglions bleibt mit der Wand der Ganglionblase verwachsen und wächst dann nach vorn immer weiter fort,

bis sie die Trichterblase endlich erreicht. Ihre Zellen bleiben denjenigen des Epithels der Ganglionblase ganz ähnlich, färben sich sehr intensiv mit Hämalaun und sind überhaupt von den Zellen des Rumpfganglions sehr verschieden. Das Gehirnganglion unterscheidet sich auch durch seine weitere Entwicklung von dem Rumpfganglion, indem es eine reiche Menge von Punktsubstanz in seinem Inneren bildet, welche im Rumpfganglion vollkommen fehlt.

Ich kann meine Beschreibung des Nervensystems der Distaplialarven nicht vollenden, ohne die Beziehung dieses Organs zu dem der anderen Tunicaten und der Chordaten resp. der Vertebraten zu besprechen. Wenn wir die Verwandtschaft der Ascidien mit den Vertebraten als eine festgestellte Thatsache annehmen, so müssen wir doch anerkennen, dass das Nervensystem im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bei allen genannten Thieren bedeutende Veränderungen erlitten hat. Es wird unsere nächste Aufgabe nach den schon bekannten Thatsachen aus der Entwicklung und aus der Anatomie des Nervensystems der Tunicaten und der Vertebraten sein, die Hauptzüge dieser Veränderungen hervorzuheben.

Von allen Tunicaten sind es die Appendicularien, welche nach ihrem Organisationstypus den Ascidienlarven am nächsten stehen, und im Nervensystem dieser Thiere finden wir wohl — wie es schon von vorn herein zu vermuthen ist — die besten Anhaltspunkte, um ihre verwandtschaftlichen Beziehungen mit den Ascidien zu beweisen. Bei den Appendicularien trifft man nicht nur die Theile des Gehirns, welche dem Gehirn der Ascidienlarven eigen sind, sondern auch diejenigen, welche dem Nervencentrum der sessilen Ascidien entsprechen; da aber dieselben — namentlich das Gehirn- und Rumpfganglion — bei manchen, und zwar den einfachen Ascidien, erst im Laufe des freien Lebens und der Metamorphose entstehen, so dürfen wir annehmen, dass die ursprüngliche Stammform der Tunicaten ein viel einfacher gebautes Nervensystem als die jetzt lebenden Appendicularien besaß. Die Aufstellung der Homologie zwischen dem Nervensystem der Appendicularien und der Ascidienlarven bietet keine besondere Schwierigkeiten dar. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen von Fol[1] soll das Nervensystem der Appendicularien

[1] H. Fol, Etudes sur les Appendiculaires du detroit de Messine. Mem. de la Société de Phys. et d'Hist. nat. de Genève. T. XXI. 2. part.

auf seinem ganzen Verlaufe hohl sein; es stellt also, in Übereinstimmung mit den Bauverhältnissen der Ascidienlarven, ein hohles Rohr dar, welches sich ins Gehirnganglion fortsetzt und wahrscheinlich mit dem Trichter in offener Verbindung steht. Der Trichter ist auch hier rückwärts abgelenkt und mündet in die Mundhöhle aus. Das Sinnesorgan der Appendicularien entspricht seiner Lage nach demjenigen der Ascidienlarven, zeichnet sich doch von den letzteren merkwürdigerweise dadurch aus, dass es nur aus einer Otolithenblase besteht. Das Auge kommt bei den Appendicularien nicht zur Entwicklung, eine Thatsache, welche nicht leicht mit dem freien Leben der Appendicularien in Einklang gebracht werden kann. Das Gehirnganglion (Ganglion antérieur, Fol) stimmt seiner Lage nach mit dem der Ascidienlarven und soll ohne Zweifel als Homologon des letzteren betrachtet werden. Was aber das hintere Ganglion (Ganglion postérieur) der Appendicularien anbetrifft, so ist seine Homologie wegen des Mangels an histologischen Kenntnissen über dieses Organ etwas schwieriger anzustellen. Ich glaube aber, in Übereinstimmung mit der Ansicht von E. van Beneden und Julin, dass man diesen Theil des Nervensystems mit dem Rumpfganglion oder dem Visceralnerv von E. van Beneden homologisiren darf.

Von allen eben erwähnten Theilen des Nervensystems der Ascidienlarven bleiben bei den sessilen Ascidien nur einige, und namentlich der Trichter und die beiden Ganglien zurück. Da wir dieselben Theile auch bei den Appendicularien antreffen, so ist ihr phylogenetischer Ursprung ziemlich klar. Das Gehirn der Ascidien stellt jedenfalls ein sehr degenerirtes Organ dar. Noch viel tiefere Degenerationserscheinungen sollen im Nervensystem der Pyrosomen und der Salpen angenommen werden. Bei diesen Tunicaten ist das Rückenmark nicht einmal angelegt, und wenn man von der Homologie des Nervensystems dieser Tunicaten spricht, so hat man dabei nur die Gehirnblase der Ascidienlarven in Aussicht. Das embryonale Nervensystem der Pyrosomen und Salpen ist nur der Gehirnblase der Ascidienlarven homolog. Diese Homologie äußert sich noch dadurch, dass die Gehirnblase bei den Salpen sich in drei blasenförmige Abtheilungen sondert, die aber viel schwächer als die entsprechenden Theile der Gehirnblase der Ascidien entwickelt sind. Die Entwicklung des definitiven Gehirnganglions der Salpen und Pyrosomen ist von der der Ascidien ziemlich verschieden, weil bei ihnen das Ganglion aus einer ganzen Epithelschicht der primitiven Gehirnblase sich bildet, während bei den Ascidien nur ein Theil

derselben dazu verwendet ist. In Folge dessen trifft man bei den Pyrosomen und bei den Salpen kein selbständiges Rumpfganglion an.

Die Pyrosomen und Salpen besitzen, so weit es bekannt ist, die beiden Sinnesorgane: das Sehorgan und das sog. Otolithenbläschen, welches den Ascidienlarven und den Appendicularien eigen ist. Das Otolithenbläschen werden wir hier außer Acht lassen. Über das Sehorgan der Salpen sind in der letzten Zeit zwei sehr genaue Arbeiten erschienen, welche unsere Kenntnisse bedeutend erweitert haben. Ich meine eben die Arbeiten von Bütschli[1] und von Göppert[2]. Die Ansichten beider Forscher über die Homologie des Salpenauges sind nicht übereinstimmend. Bütschli ist namentlich geneigt im Auge der Salpen die Homologa der drei Augen der Wirbelthiere zu sehen, während Göppert nicht nur diese Homologie in Abrede stellt, sondern findet, dass kein Grund vor der Hand vorliegt, die Augen der Ascidienlarven und der Pyrosomen mit dem Sehapparat der Salpen zu homologisiren (l. c. pag. 290). Den Grund für diese letzte Ansicht findet Göppert 1) darin, dass das Pigment im Auge der Ascidienlarven im Inneren der Gehirnblase liegt, während es bei den Salpen auf die Oberfläche des Auges pigmentirt ist, und 2) darin, dass bei den Salpen sich kein lichtbrechender Körper findet, welcher den Ascidienaugen gemein ist.

Was die Homologie der Ascidienaugen mit den Wirbelthieraugen anbetrifft, so werde ich meine Ansicht darüber weiter ausführlich aus einander setzen. In Bezug auf die von Göppert angeführten Unterschiede zwischen dem Salpen- und Ascidienauge will ich bemerken, dass sie für mich nicht so bedeutend erscheinen, um die Homologie zwischen diesen beiderlei Organen ausschließen zu mögen. Denn man muss doch beachten, dass die Eigenthümlichkeiten des Baues des Salpenauges im Ganzen von einigen Abweichungen in der Entwicklung abhängen, die aber alle Kennzeichen der sekundären Abänderungen aufweisen. Das Auge der Salpen bildet sich verhältnismäßig sehr spät; es bildet sich namentlich zu der Zeit, als die Gehirnblase schon in einen soliden Körper verwandelt ist; in Folge dessen erhält das Auge zur Zeit seiner Entstehung keine Höhle und müssen desswegen die Theile desselben, welche

---

[1] Bütschli, Einige Bemerkungen über die Augen der Salpen. Zoolog. Anzeiger. Nr. 401.

[2] Göppert, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX.

bei den Ascidienaugen sich einstülpen (z. B. die Chorioideafalte), bei den Salpenaugen ihre ursprüngliche äußere Lage behalten. Dadurch kann man die äußerliche Lagerung der Pigmentschicht im Salpenauge erklären. Wir haben gesehen, dass die Pigmentschicht der Chorioideafalte bei den Distaplia-Embryonen sehr wahrscheinlich aus den Retinazellen entsteht, die sich nach innen der Sinnesblase einstülpen. Wegen des Mangels an Material konnte ich leider kein Stadium finden, wo diese Pigmentzellen noch äußerlich liegen; man darf aber nach den Vorgängen der Bildung der Chorioideafalte die Existenz eines solchen Stadiums mit größter Wahrscheinlichkeit vermuthen. Wenn es so ist, so soll dieses Stadium vollkommen mit dem von Bütschli (l. c. pag. 350) beschriebenen und auf Fig. 1 abgebildeten Zustande des Salpenauges übereinstimmen. Das von Bütschli beschriebene Auge stellt einen hügelförmigen Vorsprung des Gehirnganglions dar, dessen Hauptmasse von einer lichtempfindlichen Retina gebildet, und an dessen basaler Peripherie es von einem ringförmigen Gürtel von Pigmentzellen umzogen wird. Die Pigmentzellen der Salpen nehmen ihren Ursprung aus derselben Quelle wie die Retinazellen, sind den letzteren eingereiht und stellen nichts Anderes als die modificirten Retinazellen dar. Was die Abwesenheit der Linsenzellen im Salpenauge anbetrifft, so kann sie keineswegs ein Hindernis für die Annahme der Homologie dieses Auges mit dem Ascidienauge darbieten, da wir im Thierreiche manche homologe Organe kennen, die doch verschieden komplicirt gebaut sind. Im Auge der Ascidienlarven sind die Differenzirungsvorgänge weiter fortgeschritten als in dem der Salpen; das beweist aber nicht, dass diese beiden Augenarten einander homolog sein können. Gegen diese negativen Punkte kann man die positiven hervorheben, welche die Homologie des Salpenauges mit dem der Ascidienlarven aufweisen. Es sind namentlich: die Lage des Auges am mittleren Theile des Gehirnganglions resp. der Gehirnblase, die Entstehung desselben aus dem Gehirnganglion, die äußerliche Lagerung der Retinazellen, welche in den Augen beider Tunicatenklassen vollkommen übereinstimmend sind und meiner Meinung nach die Homologie dieser verschiedenen Augenformen beweisen können.

Wenn wir nun zum Vergleich des Nervensystems der Ascidienlarven mit dem der Vertebraten uns zuwenden, so müssen wir zunächst hervorheben, dass die Homologie des Rückenmarkes dieser beiderlei Thiergruppen schon seit Kowalevsky's Untersuchungen als festgestellt betrachtet wird; da die Gehirnblase der Ascidien und der

Vertebraten gleichartig entstehen und in beiden Fällen die Erweiterung des primitiven Nervenrohres darstellen, so gewinnt man aus der Entwicklungsgeschichte dieser Theile des Nervensystems feste Beweise dafür, dass diese Theile ebenfalls einander homolog sind. Was aber die weiteren Differenzirungsvorgänge der Gehirnblasen der Wirbelthiere und der Tunicaten anbetrifft, so sind dieselben sehr verschieden; die Differenzirung der drei Gehirnblasen der Ascidien kann kaum als homolog mit der der drei Gehirnblasen der Wirbelthiere betrachtet werden. Damit ist aber nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, dass im Gehirne der Ascidienlarven einige Theile geblieben sind, welche denjenigen der Vertebraten homolog sind. Ich werde nur eines von diesen Organen berücksichtigen, namentlich das Auge der Ascidienlarven, dessen Homologie mit dem parietalen Auge der Wirbelthiere von SPENCER[1] und DE GRAAF[2] hervorgehoben und später von BERANECK[3] bestritten wurde. Prof. BERANECK führt folgende ontogenetische Gründe für den Beweis seiner Ansicht an. »Das Auge der Tunicaten liegt direkt an der Gehirnwand und stellt eine Verdickung derselben dar. Die Retina, welche sich zuerst bildet, entwickelt sich auf Kosten dieser Verdickung; ihre Zellen nehmen an Größe zu, werden cylindrisch und umhüllen sich an ihrem inneren Ende mit Pigment. Die Linse bildet sich erst später. Das Auge springt in die Gehirnhöhle vor und seine Linse ist gegen die Bauchseite der Larve gerichtet. Bei den Wirbelthieren entwickelt sich das Parietalauge nicht aus einer Verdickung der Gehirnwand, sondern durch Differenzirung eines primären Gehirnblasendivertikels. Es trennt sich bald nach seiner Entstehung vom Gehirn. Die histologische Struktur der Retina unterscheidet sich beträchtlich von derjenigen der Retina der Tunicaten. Die Linse entsteht aus der vorderen Wand der Augenblase und lässt sich schon zu einer Zeit deutlich erkennen, wo die Retina kaum angedeutet ist. Das Auge liegt außerhalb der Gehirnhöhle und seine Linse ist gegen die Rückseite der Kopfregion zu gerichtet.« (BERANECK, l. c. pag. 405.) Ich hoffe in der vorliegenden Arbeit neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte des Ascidienauges hervorgebracht zu haben, welche zur

[1] B. SPENCER, On the Presence and Structur of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. XXVII.

[2] DE GRAAF, Bijdrage tot de Kennis van den Bouw en de Ontwikkling der Epiphyse bij Amph. en Reptilien. Leiden 1886.

[3] BERANECK, Über das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschrift für Medicin. Bd. XXI.

Aufklärung der gegenseitigen Beziehungen des Ascidienauges zum parietalen Auge der Wirbelthiere dienen können. Nach den von Beraneck mitgetheilten Beobachtungen über die Entwicklung des parietalen Auges der Lacerta neuralis bestehen die Hauptmomente derselben darin, dass auf der Decke der vorderen Gehirnblase eine Erweiterung resp. eine Ausstülpung der Gehirnblase auftritt, welche die gemeinschaftliche Anlage der Epiphysis und des parietalen Auges darstellt. Dieselbe ragt gegen die Rückenfläche vor und theilt sich später in zwei kleine Bläschen, von denen das vordere das zukünftige Parietalauge, das hintere die Epiphysis darstellt. Betrachten wir die Hauptmomente der Entwicklung des Ascidienauges, so finden wir daselbst dieselben Erscheinungen wie bei der Entwicklung des Parietalauges vor. Man weiß schon seit den Untersuchungen von Kowalevsky, dass auf der rechten Seite der Gehirnblase des Ascidienembryo eine Erweiterung der Wand resp. eine Ausstülpung der Gehirnblase auftritt, in welcher später das Auge sich bildet. Ich konnte diese Entwicklungsvorgänge bei mehreren Ascidienarten konstatiren. Diese Erweiterung stellt nun eine gemeinschaftliche Anlage der Sinnesblase und des Auges dar. Es bildet sich dann später auf einer Stelle der Sinnesblase eine Differenzirung der Zellen, welche die Anlage der Retina darstellt; weiter darauf entsteht an der Grenze der Retina eine Falte, die ich als Chorioideafalte bezeichnet habe, welche die des Auges gegen die Sinnesblase abgrenzt. Wir sehen daraus, dass die Hauptvorgänge der Entwicklung des Parietalauges: die Erweiterung der Gehirnwand und die Theilung derselben in zwei Theile, die die Anlagen der zwei später verschieden ausgebildeten Organe repräsentiren, mit derselben Bestimmtheit bei der Entwicklung des Ascidienauges sich wiederholen. Die Chorioideafalte müssen wir als homolog derjenigen Falte betrachten, welche die Anlage der Epiphysis von der des Parietalauges bei den Wirbelthieren abtrennt. Diese Falte hat freilich eine von der zuletzt erwähnten abweichende Stellung angenommen, indem sie nicht axial, sondern lateralwärts angelegt wird; dieser Unterschied steht aber mit der asymmetrischen Lage der Gehirnblasenerweiterung in vollständigem Zusammenhang und kann dadurch aufgeklärt werden. Eine ähnliche Abweichung stellt auch die Lage der Linse des Ascidienauges dar, indem dieselbe nicht am axial gelegenen Pole der Auftreibung, sondern ebenfalls etwas lateralwärts hervortritt. Die Bildung der Linse im Ascidienauge geht mit der des Parietalauges sehr ähnlich vor sich, indem im ersteren Falle die

Linse ebenfalls wie in dem Parietalauge aus der Wand der Gehirnblase resp. der Anlage des Auges entsteht. Einige Abweichungen stellt die Bildung der Pigmentschicht des Auges dar, indem dieselbe bei den Ascidien in Form von besonderen, von der Retina scheinbar abgetrennten Zellen auftritt, während im Parietalauge das Pigment einfach in den inneren Polen der Retinazellen abgelegt wird. Ich habe aber schon oben gezeigt, dass die sich einstülpenden Chorioideazellen der Chorioideafalte ihrer Lage und ihrer Beschaffenheit wegen als modificirte Retinazellen betrachtet sein müssen, dessen Abänderung in der Ablagerung des Pigmentes besteht.

Der Vergleich des Ascidienauges mit dem Parietalauge liefert den Beweis dafür, dass diese beiderlei Augen in mehreren Punkten ihrer Entwicklung sich ähneln, in den anderen abweichen. Als typische Entwicklungsvorgänge muss man doch diejenigen betrachten, welche bei der Anlage des Auges und der Epiphysis auftreten; das ist namentlich die Ausstülpung des Gehirns und die Theilung desselben durch eine Furche, die beiden Vorgänge, welche die Beziehungen der Epiphysis und des Auges zur Gehirnblase und zu einander bestimmen. Diese Vorgänge gehen bei den Ascidien so wie bei den Wirbelthieren in übereinstimmender Weise vor sich und lassen uns den Schluss ziehen, dass zwischen den Derivaten der Gehirnblase der Wirbelthiere einerseits und der Ascidien andererseits eine Homologie besteht, oder bestimmter zu sagen, dass die Sinnesblase der Ascidien der Epiphysis der Wirbelthiere, und das Ascidienauge dem Parietalauge der Wirbelthiere homolog sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV und V.

An Anus,
I, II, III saugnapfförmige Fixationsorgane der Larve,
Bl Blase des vierten saugnapfförmigen Organs,
Ch Chorda dorsalis,
Chf Chorioideafalte,
Cl Kloake,
Cr Cornea,
Dm Darm,
Ec Ektoderm,
Eg Cloacalöffnung,
En Entoderm,
Ens Endostyl,
Epc Epicardium,
Fxr das Rohr des Fixationsapparates,

Gbl Ganglionblase,
Ghb Gehirnblase,
Gg Gehirnganglion,
Gh Gehörorgan,
Ing Mund,
K Kieme,
Kc Kalymocyten,
Kn Knospe,
L Linse,
La, *Lb*, *Lc* Linsenzellen,
Mg Magen,
Ms Muskeln,
Nac N. acusticus,
Nep Epithelwand des primitiven Nervenrohres,
Nop N. opticus,
Np Neuroporus des Trichters,
Ot Otolith,
Otk Otolithenpigmentkappe,
Otz Otolithenzelle,
Rc Rückenkanal,
Rkm Rückenmark,
Rm Rumpfmark,
Rt Retina,
Sb Sinnesblase,
Trb Trichterblase,
Vb Verbindungsnerv zwischen dem Gehirn- und Rumpfganglion.

Fig. 1. Ausgeschlüpfte Larve der Distaplia magnilarva.

Fig. 2—2 *A—D*. Eine Reihe von Querschnitten durch die ausgeschlüpfte Larve der Distaplia magnilarva (Zeiss DD + 2, Cam.).

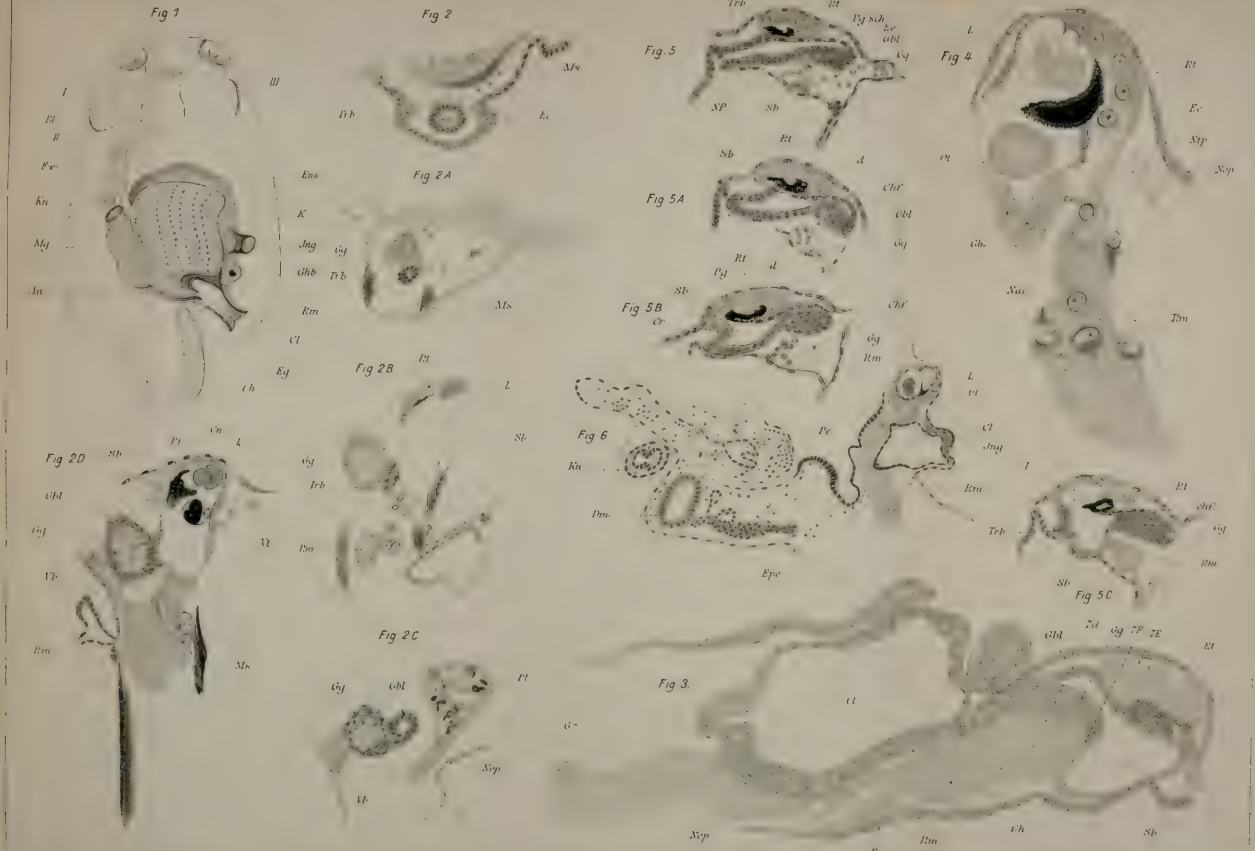
Fig. 3 und 4. Längsschnitte durch die Gehirnblase eines alten Embryo (Zeiss Imm. $^1/_{12}$ + 2, Cam.).

Fig. 5—5 *C*. Längsschnitte durch die Gehirnblase eines Embryo nach der Bildung des Cellulosenmantels (Zeiss DD + 2, Cam.).

Fig. 6. Längsschnitt durch den hinteren Theil eines ähnlichen Embryo (Zeiss C + 2, Cam.).

Fig. 7—7 *I*. Querschnitte durch den hinteren Theil eines in der Bildung des Cellulosenmantels begriffenen Embryo (Zeiss Imm. $^1/_{12}$ + 2, Cam.).

Fig. 8. Längsschnitt durch die Gehirnblase eines Embryo zur Zeit der Bildung des Gehirn- und Rumpfganglions.



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

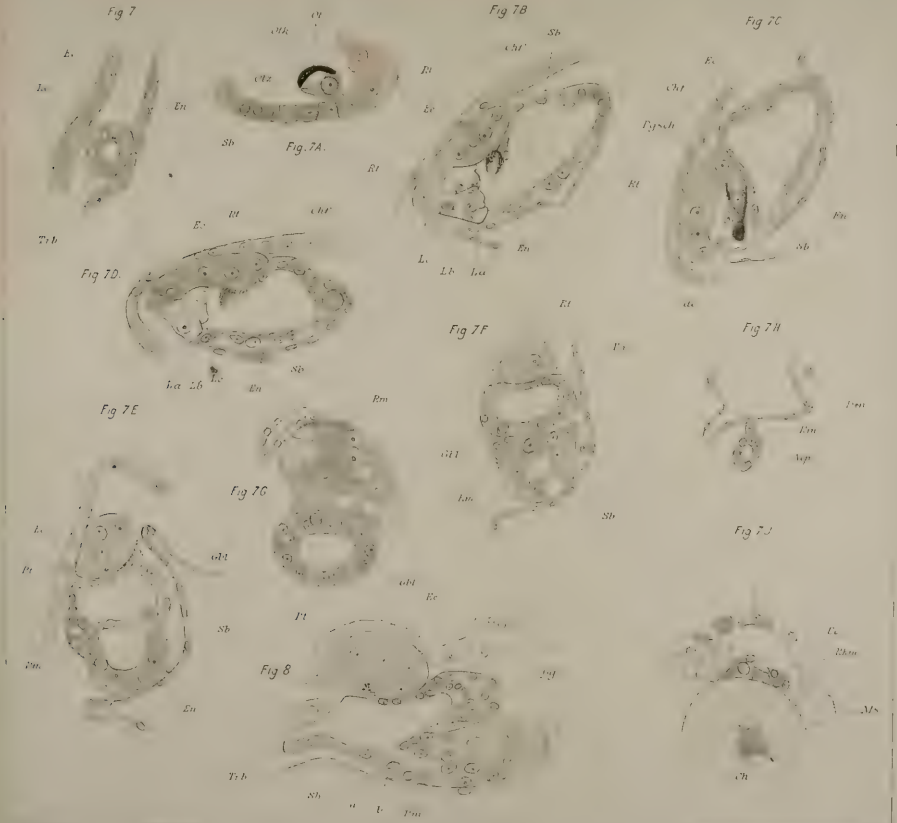


Fig. 7
Fig. 7A.
Fig. 7B
Fig. 7C
Fig. 7D.
Fig. 7E
Fig. 7F
Fig. 7G
Fig. 7H
Fig. 7J
Fig. 8
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Über den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien.

Von

Dr. C. Ph. Sluiter,

Lektor der Zoologie an der Universität zu Amsterdam.

Mit Tafel VI.

Während der letzten Zeit meines Aufenthaltes in Java sammelte ich eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Embryonen von Krokodilen und Echsen, und zwar von Crocodilus porosus Schn., Gecko verticillatus Laur., Hemidactylus frenatus D. et Bibr., Calotes jubatus Kaup, Lygosoma olivaceum Gray, Mabuja multifasciata Kuhl., Mabuja[1] (sp.), Draco volans L. und von der Schlange Bungarus semifasciatus Kuhl.

Im Februar fangen die Krokodile an ihre Eier abzulegen. Ende Mai oder Anfang Juni kriechen die jungen Thierchen aus dem Eie. Man findet gewöhnlich etwa 40 oder 60 Eier in einem Neste, das bekanntlich aus dürrem Laub und Stroh aufgebaut ist. Der Aussage der Eingeborenen nach sollen die Krokodile während der ersten Tage nach der Eiablage noch in der Nähe des Nestes bleiben. Nachher entfernen sie sich aber jedenfalls von demselben, und überlassen die Nester sich selbst. Die fast märchenhaft lautenden Mittheilungen der jüngsten Zeit[2], dass nämlich die jungen Krokodile

[1] Es war leider auch an den fast reifen Embryonen dieser Art nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, zu welcher Art sie gehören. Sie stimmen zwar in vielen Hinsichten mit M. multifasciata überein, aber dies letztere ist lebendig gebärend, während unsere fraglichen Thierchen sich in abgelegten Eiern entwickeln, welche 14 mm lang, an beiden Seiten scharf zugespitzt und mit lederartiger Schale versehen sind.

[2] A. Voeltzkow, Sitzungsberichte der Berliner Akademie 1891. pag. 115.

im Ei durch Töne ihren Wunsch zur Befreiung aus dem Ei den Alten kund geben sollten, fand ich bei dem Crocodilus porosus nicht bestätigt. Öfters zerbrachen die jungen Krokodile in meinem Arbeitszimmer in meiner Gegenwart ihre Eischale, aber einen Laut habe ich dabei niemals vernommen. Schon bei der Geburt zeigen die Krokodile sich viel träger als die meistentheils so munteren und schnellen Echsen. Während letztere, nachdem sie die Eischale zerbrochen haben, plötzlich zum Vorschein kommen und schnell Schale und Eihüllen von sich abschütteln, dauert dagegen die Geburt bei dem indischen Krokodil verhältnismäßig lange. Nachdem das Thier die Eischale selbst gesprengt hat, kriecht es mit dem Vorderleibe heraus, der Schwanz und der Hinterleib aber bleiben noch längere Zeit, eine halbe Stunde und mehr, in dem Ei, ehe das Thier sich entschließt, ganz herauszukriechen. Es scheint, dass auch die Dauer der Entwicklung bei C. porosus beträchtlich länger ist als bei C. vulgaris. Von Emin Pascha und Stuhlmann[1] wird für letztere im Mittel nur 40 Tage angegeben. Nach dem oben Mitgetheilten dauert die Entwicklung beim indischen Krokodil aber wenigstens $2^1/_2$—3 Monate. Die Zeit von 40 Tagen scheint mir in Vergleich damit fast unglaublich kurz.

Zur Öffnung der Eischale besitzen die jungen Krokodile ein Gebilde, das schon 1841 von Mayer[2] folgendermaßen erwähnt wird: »Bei dem Fötus von Crocodilus biporcatus bemerke ich vor der runden Papille der Nasenlöcher ganz dieselben zwei kleinen Zähnchen, welche etwas größer wie beim Hühnchenfötus und nach auswärts gekrümmt sind. Bei einem jungen Fötus von Crocodilus sclerops sind sie schon deutlich fühlbar entwickelt.« Wohl durch ein Versehen schreibt Gardiner[3] und nach ihm auch Röse[4] diesen Fund Joh. Müller[5] zu, welcher zwar das Fehlen des wahren Eizahns bei Krokodilen und Schildkröten mittheilt, aber der Eischwiele dieser Thiere gar keine Erwähnung thut. — Neuerdings wurde für dieses

[1] Emin Pascha und F. Stuhlmann, Zur Biologie des afrikanischen Krokodils. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. etc. 1890. Bd. V. pag. 546.

[2] Mayer, Zähne im Oberschnabel bei Vögeln, Krokodilen und Schildkröten. Froriep's Neue Notizen. Bd. XX. 1841. pag. 69.

[3] Gardiner, Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Inaug.-Diss. Leipzig 1884.

[4] Röse, Anatom. Anzeiger. VII. Jahrg. pag. 755.

[5] Joh. Müller, Über eine eigenthümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. Müller's Archiv für Anatomie. 1841. pag. 329.

Organ durch Röse[1] der Name »Eischwiele« vorgeschlagen. Ich kannte das Gebilde schon seit einiger Zeit und nannte es in meinen Notizen, im Gegensatz zu den wahren Eizähnen, Eihöcker, will aber jetzt die von Röse gebrauchte Bezeichnung »Eischwiele« übernehmen. Mit vollstem Rechte wird von diesem Forscher hervorgehoben, dass ein eigentlicher Eizahn von einer Eischwiele streng zu unterscheiden ist. Während der Eizahn einen echten Dentinzahn darstellt, ist die Eischwiele ein rein epitheliales Gebilde durch Verhornung der Epithelzellen, wahrscheinlich ganz ohne Kalkablagerung, entstanden. Röse ist überzeugt, dass ein wahrer Eizahn vorkommt bei allen Reptilien, die eine wenig verkalkte Schale besitzen, während eine Eischwiele sich findet bei allen Vögeln, Krokodilen, Schildkröten, Trachydosaurus und wahrscheinlich bei sämmtlichen übrigen Reptilien, welche keinen echten Eizahn und eine harte, verkalkte Eischale besitzen. Er meint auch, dass ein wahrer Eizahn vorzüglich geeignet sei zum Durchschneiden einer pergamentähnlichen Schale und nicht zum Zertrümmern einer harten Kalkschale. Zu letzterem Zwecke würde sich dann besonders die Eischwiele eignen. Diese Verallgemeinerung, die schon lange vor Röse von Mayer[2] aufgestellt wurde, ist aber als zu verfrüht zu betrachten. Zunächst fällt es schon auf, dass Mayer und Röse die Schildkröten zu den Formen mit Eiern mit harter Kalkschale rechnen, während doch bekanntlich viele Schildkröten, namentlich die Seeschildkröten, Eier mit lederartigen Schalen legen. Bei einigen tropischen Echsen fand ich dann ferner diese Vermuthung eben so wenig bestätigt. Unter den Ascaloboten kommt nämlich bei Gecko verticillatus Laur., Hemidactylus frenatus D. et Bibr. und Ptychozoon homalocephalum Creveldt nicht nur ein Eizahn vor, sondern sogar zwei große, scharfe wahre Eizähne. Die Thiere legen bekanntlich Eier mit sehr harten kalkigen Schalen. Der Theil der Schale, welcher an den Stämmen des Bambus, der Bäume oder auch an anderen

---

[1] C. Röse, Über die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. X. Jahrg. 4. Heft. 1892 und Anatomischer Anzeiger. VII. Jahrg. pag. 748.

[2] Mayer, l. c. »Es besitzen somit diejenigen beschuppten Amphibien, bei den Ophidiern und Lacerten, welche häutige Eier legen, jenen von Prof. Müller entdeckten Zwischenkieferzahn, um die Eihaut zu spalten; diejenigen aber, welche kalkschalige Eier legen, bei den Krokodilen und Schildkröten, jene beschriebenen Oberschnabelzähne, gleich den Vögeln, um die Eischale durchzureiben.«

Eiern angeklebt ist, erscheint zwar öfters beim Entfernen der Eier weich und dünn, aber dieser Theil bleibt an die Unterlage angeklebt und bricht dem Rande entlang ab. Werden die Eier vorsichtig abgelöst, so sieht man, dass auch der aufgewachsene Theil mit einer eben so festen Kalkschale versehen ist.

Während aber, so viel mir bekannt, der Eizahn immer als ein unpaares Gebilde beschrieben wurde[1], fand ich bei den drei eben genannten Geckoniden zwei, einander zwar sehr nahe gerückte, aber doch vollkommen getrennte Zähne, welche im Zwischenkiefer eingepflanzt, fast wagerecht nach vorn gerichtet sind und bei ganz reifen Embryonen deutlich die Schnauzenspitze überragen (Fig. 1). Die Form dieser vollständig ausgebildeten Eizähne bei Gecko verticillatus (die Eizähne der beiden anderen Formen weichen nur sehr wenig hiervon ab) ist zum größten Theil cylindrisch, die Spitze konisch und mit einem stark verdickten Rande dem cylindrischen Theil aufsitzend. Die Spitze des Kegels ist aber nach der Medianlinie und nach oben gekehrt, so dass jeder Zahn für sich nicht symmetrisch gebaut ist. Die Spitzen der beiden Zähne berühren einander vorn fast, wodurch die zwei Eizähne zusammen ein Gebilde darstellen, das große Ähnlichkeit aufweist mit dem bekannten unpaaren Eizahn von Lacerta. Solch unpaaren Eizahn fand ich auch bei mehreren tropischen Echsen: Calotes jubatus, Lygosoma olivaceum, Mabuja multifasciata und Mabuja (sp.?).

Die beiden Eizähne legen sich bei den Geckoniden schon früh an und übertreffen alsbald die Anlagen der anderen Zähne beträchtlich an Größe. In Fig. 2 gebe ich eine Abbildung eines horizontalen Schnittes durch die vordere Schnauzenspitze eines noch ziemlich jungen Embryo von Gecko verticillatus, wo die Anlagen der beiden Eizähne getroffen sind. Diese zwei Zahnkeime (*a*) liegen hier genau symmetrisch vorn im Zwischenkiefer. Jederseits derselben sieht man die viel kleineren Anlagen von einem zweiten Paar Zähne, welche bei den reifen Embryonen noch im Zwischenkiefer neben den Eizähnen liegen. Etwas weiter nach hinten liegen auf jeder Seite die kleinen Zahnkeime zweier weiteren Zähne. Die beiden mittleren Zahnkeime wachsen nun zwar sehr viel schneller als alle übrigen Zähne, sind aber ursprünglich doch nichts Anderes als die in der vorderen Schnauzenspitze liegenden Zähne der ersten

[1] Vgl. Joh. Müller, l. c. und Weinland, On the egg tooth of Snakes and Lizards. Proc. Essex Institute. Vol. II. 1858. pag. 28.

Zahnreihe, wie aus der Betrachtung von Fig. 2 wohl ohne Weiteres hervorgeht. Bei dem Weiterwachsen ändert sich die Gestalt dieser beiden mittleren Zähne schon sehr früh. Während ursprünglich die Spitze gerade nach unten gekehrt ist, ändert sich diese Lage alsbald dadurch, dass die hintere Seite des Zahnes viel schneller wächst, wodurch die Zahnspitze nach vorn gebogen wird. In Fig. 3 ist ein Sagittalschnitt durch die Schnauzenspitze eines älteren Embryo derselben Art dargestellt, wo die Zahnspitze schon deutlich nach vorn gekehrt ist. Bei *r* macht der Zahn eine plötzliche Biegung; es ist das die Stelle, wo der oben erwähnte verdickte Rand an der Basis des vorderen konischen Theiles entsteht. Auch ein kleiner Ersatzzahn (*z'*) hinter dem Eizahne ist schon deutlich entwickelt. Wenn der Eizahn also durchbricht, ist die von den gewöhnlichen Zähnen abweichende Form schon angelegt, wenn auch das stärkere Wachsthum am hinteren Rande noch längere Zeit fortdauert, wodurch die nachherige fast vollständig wagerechte Stellung des Eizahnes bedingt wird. Sehr kurze Zeit nach der Geburt werden dann die beiden Eizähne abgestoßen und die Ersatzzähne kommen an deren Stelle.

Durch diesen eigenthümlichen Befund der doppelten Eizähne bei den Ascaloboten, welche zusammen die Form des unpaaren Eizahnes der übrigen Echsen und der Schlangen nachahmen, wurde ich zu der Vermuthung geführt, ob nicht vielleicht auch bei diesen letzteren der Eizahn sich ursprünglich doppelt anlegt. Da doch wahrscheinlich die Ascaloboten sehr alte Formen unter den Echsen darstellen, ließ es sich denken, dass bei ihnen auch das Verhalten der Eizähne ein primitiveres sei. Es war Raum für die Vermuthung, dass diese Organe bei den Reptilien ursprünglich doppelt entwickelt waren und dass sich dieser Urzustand vielleicht bei den Embryonen anderer Echsen oder Schlangen noch nachweisen ließe.

Diese Vermuthung hat sich nun bei mehreren Formen wirklich bewahrheitet. Von vorn herein ließ sich die Reduktion von zwei Eizähnen auf einen einzigen in zwei verschiedenen Weisen entstanden denken. Einerseits war es denkbar, dass zwei Eizähne, welche Zahl wir als die bei den Reptilien ursprüngliche voraussetzen wollen und welche jetzt noch bei den Ascaloboten bewahrt ist, durch Verschmelzung zu einem einzigen wurden. Wenn sich wirklich ermitteln ließe, dass der eine unpaare Eizahn aus der Verschmelzung zweier gesonderten Zahnkeime entstand, so wäre das ein sehr beachtenswerther Fall, welcher bei der jetzt öfters vorgetragenen Vorstellung (Gaudry,

Magitot, Kükenthal, Röse) in Betreff der Entstehung der Backenzähne der Säugethiere aus Verschmelzung mehrerer isolirter Zähne einfacher Art, wie sie etwa bei Reptilien vorkommen, zu verwerthen wäre.

Andererseits aber ließ es sich denken, dass sich einer von den beiden Zähnen allmählich rückbildete, und zuletzt sich nur einer von den beiden ursprünglichen Eizähnen als bleibender Eizahn der Schlangen und der übrigen Echsen erhalten hat. In diesem letzteren Fall wäre es dann möglich und sogar wahrscheinlich, dass sich die Anlage dieses zweiten Zahnes, der sich nicht mehr zu einem Eizahn entwickelt, bei Embryonen noch nachweisen ließe.

Im Hinblick hierauf will ich zunächst das Verhalten beschreiben und abbilden, wie ich es bei bereits ziemlich alten Embryonen von Mabuja multifasciata gefunden habe, wo die Sachlage recht klar und deutlich war. Merkwürdigerweise hat sich bei diesem in ganz Indien sehr gemeinen Skink, welcher lebendig gebärend ist, der Eizahn recht gut erhalten, wie es Weinland auch für andere lebendig gebärende Echsen mittheilt. Selbstverständlich ist der Zahn hier außer Funktion getreten, aber dennoch ist er, wenn auch nicht so weit aus der Schnauze hervorragend, wie z. B. bei Calotes und bei den Geckoniden, bei geöffnetem Rachen unmittelbar durch seine Stellung und Größe von den übrigen Zähnen zu unterscheiden.

Äußerlich scheint dieser einzige Eizahn genau in der Mitte des Kiefers zu stehen; auch ist mit der Lupe von einem zweiten keine Spur zu entdecken. Fertigt man aber durch den Oberkiefer jüngerer oder auch entkalkter älterer Embryonen Schnitte an, welche horizontal, also dem Gaumen parallel, verlaufen, so stellt sich zunächst heraus, dass die genau mediane Stellung des Eizahnes nur eine scheinbare ist. Fig. 4 stellt einen derartigen horizontalen Schnitt nahe am Rande des Oberkiefers dar. Der Schnitt läuft genau horizontal, so dass die linke und rechte Seite in jeder anderen Hinsicht einander gleich sind. Nur sieht man, dass die beiden Praemaxillaria nicht genau in der Mittellinie des Kopfes zusammenstoßen, sondern etwas mehr nach links. Hinter der Anlage des Prämaxillare liegen die Keime von neun Zähnen. Diese vertheilen sich sehr regelmäßig, auf jeder Seite des Kiefers je vier, welche paarweise auf fast genau derselben Entwicklungsstufe stehen und in der Figur mit gleichen Ziffern (1—4) bezeichnet sind. Ganz vorn liegt aber noch die schon viel weiter vorgeschrittene Anlage des zukünftigen Eizahnes (*a*). Wie aus der Betrachtung der vorhergehenden Schnitte, welche dem Kieferrande noch näher liegen, hervorgeht, erreicht der Eizahn mit der

Spitze schon diesen Rand und steht im Begriff, frei hervorzutreten. An den Schnitten, welche dem Kieferrande ganz nahe liegen, ist von den acht übrigen Zähnen nichts zu entdecken und wird bloß die schon weit vorragende Spitze des Eizahnes getroffen. Während nun die Spitze desselben genau median liegt, sieht man, dass solches mit dem proximalen Theil nicht mehr der Fall ist. In dem Horizontalschnitt, welcher in Fig. 4 abgebildet ist, liegt die Eizahnanlage dem Zahne Nr. 1 der rechten Seite viel näher als dem gleichen Zahn der linken Seite. Die beiden Zahnkeime Nr. 1 selbst liegen hinsichtlich der Medianlinie genau symmetrisch, so dass also dieser Theil des Eizahnes schon beträchtlich nach rechts verschoben ist. Verfolgt man die Schnittserie weiter nach oben, so tritt die nicht mediane Lage des Eizahnes immer deutlicher hervor. In Fig. 5 habe ich einen Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 4, aber sechs Schnitte weiter nach oben, abgebildet. Die Zähne Nr. 1—5 liegen in beiden Hälften wieder genau symmetrisch. Die Anlage des Eizahnes (*a*) aber, die sich nach der Basis hin allmählich verjüngt, liegt hier schon ganz in der rechten Hälfte des Kiefers. Ferner sieht man, dass sich zwischen den Eizahn (*a*) und den Zahn Nr. 1 der linken Seite noch ein Zahnkeim (*b*) eingeschoben hat, welcher also an der linken Seite der Medianlinie zu liegen kommt. Die Schnittserie noch weiter nach oben verfolgend, sieht man, dass die Zahnkeime in der linken und rechten Hälfte des Kiefers immer vollkommen symmetrisch gelagert bleiben (Fig. 6 Nr. 1—6). Von dem Eizahn (*a*) ist hier nur noch der letzte Rest der Basis zu sehen, während der Zahn (*b*), welcher sich unmittelbar neben dem Eizahn entwickelt, etwa die Größe der übrigen Zahnkeime erreicht.

Aus dem eben Mitgetheilten geht also erstens hervor, dass bei Mabuja multifasciata der Eizahn nicht genau median liegt, sondern der rechten Hälfte der Zahnleiste und nachher des Kiefers angehört. Da der Zahn aber etwas schief nach links weiter wächst, kommt doch zuletzt bei dem Hervortreten aus dem Kieferrande die Spitze desselben fast genau median zu liegen. Zweitens haben wir gesehen, dass sich vorn in der linken Hälfte der Zahnleiste ein Zahn entwickelt, welcher in dieser linken Hälfte genau dieselbe Stelle einnimmt, wie der Eizahn in der rechten Hälfte. Im Ganzen konnte ich an dem prämaxillaren Theil der Zahnleiste die Anlagen von vierzehn Zähnen deutlich unterscheiden (vgl. Fig. 6). Von diesen sind sechs Paare (Nr. 1—6) an beiden Seiten vollkommen symmetrisch entwickelt. Von den beiden mittleren Zähnen (*a* und *b*) entwickelt

sich der eine (*a*) schon von Anfang an viel kräftiger und wird zum Eizahn, der andere (*b*), welcher also das Homotyp des Eizahnes an der linken Seite des Kiefers sein muss, wird nicht größer als die übrigen Zähne. Dass wir also in diesem linken Vorderzahn (*b*) ein dem linken Eizahn der Ascaloboten homotypes Gebilde zu erblicken haben, kann nach dem oben Mitgetheilten, wie mich dünkt, wohl keinem berechtigten Zweifel unterliegen.

Ein ähnliches Verhalten wie bei Mabuja multifasciata habe ich dann bei den Embryonen der anderen nicht näher bestimmbaren Mabuja-Art und bei Lygosoma olivaceum gefunden. In Fig. 7 ist wieder ein Horizontalschnitt durch den Vordertheil des Kopfes eines noch ziemlich jungen Embryo von Mabuja (sp.?) abgebildet. In dem prämaxillaren Theil der Zahnleiste sind im Ganzen sechs Zahnanlagen zu sehen. Von den beiden mittleren Zahnkeimen ist es wieder der rechte (*a*), welcher viel größer ist als alle übrigen Zahnanlagen und zum Eizahn wird. Etwas links hinter ihm liegt die Anlage des zweiten mittleren Zahnes (*b*), welcher wieder mit dem linken Eizahn der Ascaloboten homolog ist. Jederseits von diesen beiden mittleren Zähnen sind dann noch die Anlagen von zwei weiteren Zähnen (Nr. 1 und 2) entwickelt. Wie bei Mabuja multifasciata liegt auch bei dieser Mabuja die Spitze des Eizahnes mehr in der Mitte des Kiefers, indem die Basis mehr nach rechts liegt, also dem Zahne Nr. 1 der rechten Seite viel näher als dem der linken Seite, so dass also auch hier der ausgebildete Eizahn etwas schräg im Kiefer steht.

Von den einheimischen Eidechsen habe ich durch die Freundlichkeit der Herren Prof. Hoffmann und Weber Embryonen von Lacerta agilis und Anguis fragilis untersuchen können. Der Eizahn von Lacerta ist durch die öfters reproducirte Abbildung von Leydig allgemein bekannt. Scheinbar liegt auch hier das Organ wieder genau in der Mitte des Kiefers, aber bei Untersuchung der Horizontalschnitte durch den Oberkiefer stellt sich heraus, dass auch hier ein gleichartiges Verhalten vorliegt wie bei Mabuja und Lygosoma. Der zweite Zahn, welcher sich wieder links hinter dem wahren Eizahn entwickelt, bleibt aber bei Lacerta beträchtlich kleiner als bei Mabuja. Ob er nachher bei den jungen ausgeschlüpften Thieren, nachdem der Eizahn abgestoßen ist, weiter wächst und zu einem gewöhnlichen Zahn wird, habe ich wegen Mangels an Material nicht untersuchen können, scheint mir aber sehr wahrscheinlich.

Auch bei Anguis fragilis kommt bekanntlich ein kleiner Eizahn vor, welcher aber nicht aus der Schnauze hervorragt, wie es auch von Leydig[1] erwähnt wird. An Horizontalschnitten durch den Oberkiefer sieht man, dass auch dieser kleine Eizahn nicht genau median liegt, sondern etwas nach rechts, wenn auch weniger deutlich als bei Mabuja. Auch die Anlage des zweiten Zahnes (*b*), welcher hier allerdings sehr klein bleibt, ist deutlich zu unterscheiden. Jederseits dieser beiden Zähne sind die übrigen Zähne im Prämaxillare wieder genau symmetrisch angelegt. Wenn also auch bei Lacerta und Anguis der ursprüngliche Zustand mehr rückgebildet ist als bei den Skinken, hat er sich dort doch besser bewahrt als bei den weiter unten beschriebenen Formen.

Bei Calotes jubatus nämlich habe ich von einem zweiten Zahn, welcher dem linken Eizahn der Ascaloboten homolog sein könnte, nicht nur nichts finden können, sondern ich fand auch die jüngste Anlage des nachher sehr großen einzigen Eizahnes ganz genau in der Mitte des Zwischenkiefers. Auch von einer Verschmelzung zweier Zahnpapillen, also einer ursprünglich doppelten Anlage, war nichts zu entdecken. Bei verhältnismäßig jungen Embryonen, wo in der Zahnleiste des Unterkiefers noch gar keine Zahnkeime zu unterscheiden waren, entdeckt man in dem prämaxillaren Theil der Zahnleiste des Oberkiefers die ersten Anlagen von drei Zähnen. Der mittlere ist zwar von Anfang an größer als die beiden zunächst liegenden, entsteht aber jedenfalls nur aus einer einzigen Papille. Sehr bald übertrifft er die übrigen Zahnkeime um das Mehrfache an Größe und ist dann schon mit dem unbewaffneten Auge leicht auf den Schnitten zu unterscheiden. Auch bei älteren Embryonen, welche dem Ausschlüpfen schon ganz nahe waren, hat sich noch immer kein zweiter Zahn angelegt, welcher dem zweiten Eizahn der Geckoniden gleichgestellt werden könnte. Man ist also genöthigt, für Calotes jubatus entweder anzunehmen, dass durch die sehr starke Entwicklung des rechten Eizahnes der linke ganz verkümmert ist und sogar nicht einmal mehr angelegt wird, oder dass ein wirklich ursprünglich genau median liegender Zahn zum Eizahn geworden ist. In letzterem Fall wäre dann nicht ohne Weiteres dieser unpaare Eizahn von Calotes einem der beiden Eizähne der Ascaloboten gleich zu stellen. Mir scheint jedenfalls die erstere Annahme

[1] Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

eine größere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da wir in Calotes eine viel mehr specialisirte Form vor uns haben als in den Skinken, und dass nun ein Zahn, welcher schon lange außer Funktion getreten ist, wie es mit dem linken Eizahn als solcher der Fall ist, endlich auch gänzlich verschwinden kann, hat wohl nichts Wunderbares an sich.

Was zuletzt das Verhalten bei den Schlangen anlangt, so konnte ich ältere Embryonen von Tropidonotus natrix und von Pelias berus sowie jüngere von Bungarus semifasciatus Kuhl. untersuchen. Bei diesen drei Formen lag immer der Eizahn genau median und war von einer Anlage eines zweiten Zahnes neben ihm nie etwas zu entdecken. Es herrscht also bei diesen Schlangen ein Zustand, welcher mit dem des Calotes übereinstimmt. Es war allerdings von vorn herein schon zu erwarten, dass bei den noch so weit mehr specialisirten Formen, wie die Schlangen sind, der ursprüngliche Zustand auch viel weniger deutlich bewahrt geblieben sein würde.

Die beiden Organe: Eischwiele und Eizahn scheinen einander gegenseitig auszuschließen. So ist denn auch bei den Krokodilen, wo eine Eischwiele angetroffen wird, von einem Eizahn nichts zu entdecken. Zunächst erlaube ich mir zu bemerken, dass bei den Eiern der Krokodile zwar eine verkalkte Eischale vorkommt, und auch in Übereinstimmung mit der Vermuthung Mayer's und Röse's eine Eischwiele und kein Eizahn gefunden wird. Die Eischale ist aber im Verhältnis zu der Größe der Thiere ziemlich dünn und dazu sehr spröde, so dass sie sehr leicht zerbricht. Die Eihäute aber, welche unter der Kalkschale liegen, sind hingegen sehr dick und zähe, so dass sie den pergamentartigen Schalen der Seeschildkröten, Schlangen etc. an Festigkeit nicht nachstehen. Zum Durchschneiden dieser dicken und festen Eihäute wäre demgemäß nach Mayer und Röse eher ein wahrer Eizahn als eine Eischwiele zu erwarten, was aber der Fall nicht ist.

Ich fand diese Eischwiele nicht nur bei Embryonen von Crocodilus porosus, sondern auch bei C. vulgaris und bei Jacare. Die Abbildung, welche Röse[1] von diesem Organ giebt, stellt nur die Lage, nicht aber die Form desselben genau dar. Es legt sich

[1] Röse, l. c. Anat. Anzeiger. VII. Jahrg. pag. 757.

nämlich die Eischwiele bei C. porosus doppelt an, und diese Duplicität ist auch bei den reifen Embryonen noch deutlich zu erkennen, wie auch MAYER (s. oben) es schon beschreibt. In Fig. 8 habe ich den Vordertheil der Schnauze eines fast reifen Embryo von C. porosus abgebildet. Die Eischwiele (*s*) liegt zwischen den Nasenlöchern (*N*) und der vorderen Schnauzenspitze auf einem kreisrunden, aber am Rande unregelmäßig zackig eingeschnittenen Felde, auf welchem die Täfelung, wie diese sonst auf der Oberfläche des Kopfes vorkommt, fehlt. In der Mitte dieses Feldes (Fig. 9) erhebt sich die Eischwiele, welche in zwei gelblich weiß gefärbte, nach oben und außen gebogene Zipfel ausläuft, welche sehr hart sind. Nicht nur an diesen Zipfel, sondern auch an dem übrigen Theil ist durch eine deutliche Furche die ursprünglich doppelte Anlage der Eischwiele zu erkennen. Sehr bald nach der Geburt wird die Eischwiele, wie es bekanntlich auch mit dem wahren Eizahn der Fall ist, abgeworfen, und zwar mit dem Stückchen Haut, das von dem unregelmäßig gezackten Rande begrenzt wird. Die Stelle aber, wo die Eischwiele gestanden hat, ist noch längere Zeit durch die größere Glätte und durch das Fehlen der Täfelung zu erkennen.

Bei Embryonen von 25 mm Länge (vom Scheitel zur Schwanzwurzel gemessen) waren schon deutlich an der vorderen Schnauzenspitze zwei Epithelwucherungen zu unterscheiden, welche anfänglich ganz gesondert von einander weiterwachsen. Die erste Anlage der Eischwiele bei den Krokodilen ist also jedenfalls eine doppelte. Erst nachher nimmt auch der Theil des Epithels, welcher zwischen den beiden ersten Epithelwucherungen liegt, an der Bildung der Eischwiele Theil, aber immer in geringerem Umfang als die beiden seitlichen Theile, wodurch die Furche in der Mitte der Eischwiele entsteht. Das Vorkommen einer doppelten Eischwiele, wie es bei Vögeln zuweilen vorzukommen scheint[1], würde also vielleicht als ein Rückschlag auf frühere Zustände aufzufassen sein.

[1] Vgl. MAYER, l. c. Indem GARDINER sich über diese Angabe MAYER's noch vorsichtig ausdrückt, und sagt: »Es scheint mir fast, als ob MAYER einen anormalen Embryo untersucht und beschrieben hätte, da ich immer nur einen einzigen Eizahn gefunden habe«, sagt RÖSE (l. c.) schon ganz bestimmt: »MAYER erwähnt 1841 das abnorme Vorkommen von zwei Eischwielen neben einander bei demselben Embryo«. Wenn man aber den Aufsatz MAYER's liest, sieht man, dass es sich ganz und gar nicht um einen anormalen Fall handelt. Er hat offenbar viele Embryonen auf das Vorkommen dieser, von ihm noch Zähnchen genannten Gebilde untersucht und sagt darüber z. B.: »Sie sind nicht

Den feineren Bau der Eischwiele anlangend, so wurde bekanntlich von Gardiner (l. c.) die Entwicklung und der Bau derselben bei den Vögeln genauer beschrieben. Röse (l. c.) bestätigt in der Hauptsache die Untersuchungen Gardiner's, hebt aber hervor, dass, nachdem die Zellen, aus welchen die Eischwiele besteht, von einer starken, hornähnlichen Zwischensubstanz umgeben sind, noch immer Intercellularbrücken in derselben sichtbar bleiben, was also gegen die Auffassung Gardiner's, welcher eine Verdickung der Zellwände annimmt, sprechen würde. Während ferner Gardiner bei Behandlung seiner Schnitte mit Säure wenigstens noch eine geringe Masse von Kalk meinte konstatiren zu können, ist es Röse nie gelungen, auf diese Weise eine Gasentwicklung zu beobachten. Die glänzenden Körnchen im Protoplasma der Zellen der Eischwiele färben sich hingegen nach Röse sehr lebhaft mit Fuchsin, so dass sie überhaupt keine mineralische Ausscheidung sein können, sondern lediglich eigenartig verhornte Partikel des Zellprotoplasmas. Nach Röse haben die Eischwielen bei den Krokodilen und den Schildkröten genau denselben histologischen Bau und dieselbe Entwicklung wie bei den Vögeln.

Bei C. porosus habe ich die Entwicklung und den Bau der Eischwiele genauer untersucht und kann in der Hauptsache die Mittheilungen der eben genannten Forscher bestätigen. Wie schon erwähnt, weicht aber die Eischwiele von C. porosus durch ihre doppelte Anlage von der der Vögel ab. Bei den oben angeführten noch verhältnismäßig jungen Embryonen von 25 mm Länge sind an Schnitten vorn durch die Schnauze deutlich zwei ganz von einander gesonderte Epithelwucherungen zu unterscheiden. In Fig. 10 habe ich einen derartigen Querschnitt abgebildet, in welchem die zwei Papillen noch ganz von einander gesondert sind. Der größte Theil des Organs besteht hier aus abgerundeten Zellen, welche weiter von der Schleimschicht (*Ep*) entfernt größer werden, aber vorläufig ihre abgerundete Gestalt beibehalten, wie auch Gardiner es bei dem Vogelschnabel fand. Indem aber nach diesem Forscher bei den Vögeln auch fernerhin die Zellen sich nicht abplatten, fand ich, dass bei den Krokodilen nach dem Rande zu eine Schicht von zwei oder drei stark abgeplatteten Zellen liegt. Das ganze Organ wird

immer gleich entwickelt und bisweilen findet sich nur ein Zahn vor.« Als Zusammenfassung sagt er: »Es sind also beim reifen Hühnchen im Ei zwei äußerst harte Zähnchen vorhanden, welche« etc. —

an der Außenseite von einer Schicht des Epitrichiums (*Et*) bedeckt, welche scharf von dem inneren Theil abgegrenzt ist. Bei Behandlung mit Boraxkarmin färbt sich das Epitrichium viel intensiver als der innere Theil der Schwiele. Die Zellen des Epitrichiums sind eckig und viel größer als die abgeplatteten Zellen, welche nach innen zu unmittelbar an sie stoßen. Die auch von Gardiner und Röse erwähnten glänzenden Körperchen im Protoplasma der Zellen des inneren Gewebes sind schon bei diesen ersten Anlagen der Eischwiele deutlich entwickelt. Wie schon von diesen beiden Autoren hervorgehoben wird, können diese Körnchen keine mineralische Ausscheidungen sein, und Röse meint, dass sie lediglich eigenartig verhornte Partikel des Zellprotoplasmas darstellen. Ein derartiger Ausdruck sagt allerdings wenig Bestimmtes, und ich habe desshalb versucht, die Natur dieser Körnchen etwas näher zu bestimmen. Sie färben sich mit Karmin und Hämatoxylin sehr intensiv, sind in Terpentin, Äther (nach Gardiner) und Chloroform unlöslich, lösen sich aber in Kali, indem sie bei Behandlung mit Eisessig scharf hervortreten. Nach dem Verhalten gegen diese Reagentien scheint der Stoff, aus welchem diese Körnchen bestehen, am meisten mit dem Keratohyalin Waldeyer's oder Eleidin Ranvier's übereinzustimmen[1]. Von Waldeyer wurde das Vorkommen des Keratohyalins bei Vögeln, Reptilien und Amphibien schon angegeben, und wenn nun auch Ranvier dasselbe bei diesen Thieren leugnet und behauptet, dass dasselbe nur bei Säugern vorkomme, so liegt doch für den Augenblick kein überwiegendes Hindernis vor, den Stoff, aus welchen die fraglichen Körnchen bestehen, als Eleidin zu betrachten.

Was nun die weitere Entwicklung dieser beiden Epithelwucherungen zur Eischwiele des Krokodils anlangt, so sieht man, dass bei etwas älteren Embryonen auch der Theil der Schleimschicht, welcher zwischen den beiden ersten Höckerchen liegt, abgerundete Zellen gebildet hat und die ursprünglich ganz gesonderten Wucherungen an der Basis jetzt zusammenhängen. Diese in der Mitte zwischen den beiden ersten Höckerchen entstehenden Zellen erlangen aber nie die Größe der abgerundeten Zellen der seitlichen Hälften und platten sich dazu seitlich etwas ab, so dass immer, auch bei der Eischwiele älterer Embryonen, die beiden seitlichen Theile deutlich von einander gesondert erscheinen. In Fig. 11 habe ich einen Querschnitt durch den mittleren Theil der Eischwiele eines

[1] Vgl. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. Bd. I. 6. Aufl. 1889.

viel älteren Embryo (45 mm Scheitel bis Schwanzwurzel) abgebildet. Die Schleimschicht (*Ep*) setzt sich deutlich unter dem ganzen Organ fort. Die Zellen, welche dieser Schicht unmittelbar aufliegen, sind ziemlich klein und abgerundet. Die zwischen den Zellen liegende Substanz zeigt eine deutlich faserige Struktur. Hier und dort sind auch Intercellularbrücken sichtbar, wie auch RÖSE es für die Eischwiele von Sterna angiebt. Weiter von der Schleimschicht entfernt werden die Zellen größer, aber die in der Mitte liegenden platten sich seitlich ab, wodurch zwei deutlich von einander getrennte Partien in der Eischwiele sichtbar bleiben. Nach dem Rande zu liegt unmittelbar unter dem Epitrichium (*Et*) noch eine Schicht von drei oder vier stark abgeplatteten Zellen. Da aber die Grenzen der Zellen, die weiter von der Schleimschicht abliegen, immer undeutlicher werden, so ist eine Grenze zwischen dieser äußeren Schicht abgeplatteter Zellen und den größeren runden Zellen im Inneren nicht zu ziehen. Eine mehr oder weniger tiefe Furche an der Oberfläche bleibt immer, auch bei der Eischwiele reifer Embryonen bestehen, und ist mit den zwei freien Zipfeln das bleibende Kennzeichen der ursprünglich doppelten Anlage dieses Organs bei den Krokodilen.

Amsterdam, December 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Fig. 1. Oberkiefer eines fast reifen Embryo von Gecko verticillatus, von unten. *ei* Eizähne.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch den Oberkiefer eines noch jungen Embryo von Gecko verticillatus. *a* erste Anlage der Eizähne.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch den Eizahn eines etwas älteren Embryo eines Gecko verticillatus. *d* Dentinkeim, *r* Rand des vorderen konischen Theiles des Eizahnes.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den Oberkiefer eines schon ziemlich alten Embryo von Mabuja multifasciata, nahe am Kieferrande. *a* rechter eigentlicher Eizahn. *1—4* übrige Zähne im Zwischenkiefer.

Fig. 5. Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 4, etwas weiter nach oben. *a* rechter eigentlicher Eizahn, *b* linker Eizahn, welcher aber nur die Größe eines gewöhnlichen Zahnes erlangt. *1—5* übrige Zähne im Zwischenkiefer.

Fig. 6. Schnitt wie Fig. 5, aber noch etwas weiter nach oben. Bezeichnung wie dort.

Fig. 7. Horizontalschnitt durch den Oberkiefer eines älteren Embryo von Lygosoma olivaceum. Bezeichnung wie bei Mabuja. *J* JACOBSON'sches Organ. *J.K* JACOBSON'scher Knorpel.

Fig. 8. Schnauzenspitze eines fast reifen Embryo von Crocodilus porosus. *N* Nasenlöcher, *S* Eischwiele.

Fig. 9. Die Eischwiele, stärker vergrößert.

Fig. 10. Querschnitt durch die doppelte Anlage der Eischwiele eines noch ziemlich jungen Embryo von C. porosus. *Et* Epitrichium, *Ep* Epithel, *Es* Eischwiele.

Fig. 11. Querschnitt durch die Eischwiele eines viel älteren Embryo von C. porosus. Bezeichnung wie Fig. 10.

Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier.

Von

Dr. med. E. Goeppert,

Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

Mit 6 Figuren im Text.

Während früher allgemein angenommen wurde, dass die Anlage des Pankreas als eine Ausstülpung der dorsalen Darmwand gegenüber der Leberanlage auftritt, hat sich z. Th. erst in neuerer Zeit herausgestellt, dass die Drüse aus mehreren Anlagen hervorgeht. Zu den Abtheilungen, die auf diesen Punkt hin noch keine besondere Prüfung erfahren haben, gehören die Knochenfische, und die vorliegende Arbeit soll die hier bestehende Lücke auszufüllen suchen.

Als Material dienten Embryonen der Lachsforelle, die ich der Güte des Herrn Dr. Maurer in Heidelberg verdanke. Die ältesten untersuchten Exemplare waren vom 56. Tage.

Die erste unzweifelhafte Spur eines Pankreas fand sich bei 21 Tage alten Thieren[1]. Der Darmkanal verläuft in diesem Entwicklungsstadium als ein gerades Rohr in der Medianebene des Körpers. Eine sackförmige Ausbuchtung der ventralen Darmwand stellt die Leberanlage vor. Das Darmepithel besteht aus hohen cylindrischen, mit großen ovalen Kernen ausgestatteten Elementen. Die von denselben gebildete Schicht umschließt eine Menge von Zellen, welche im Wesentlichen mit den erstgenannten übereinstimmen und sich nur dadurch von ihnen unterscheiden, dass ihnen die cylindrische Form abgeht und ein mehr oder weniger kugeliger Kern

[1] Die Forellen gleichen Alters befanden sich in sehr verschiedenartigen Entwicklungsstadien. In so fern haben die mitgetheilten Altersangaben keine absolute Gültigkeit.

Fig. 1

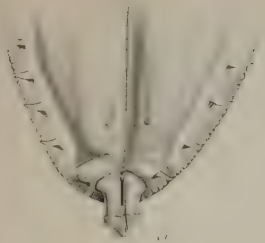


Fig. 2

Fig. 3

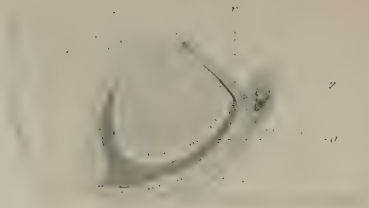


Fig. 4

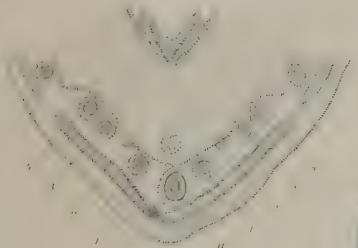


Fig. 5

Fig. 6.

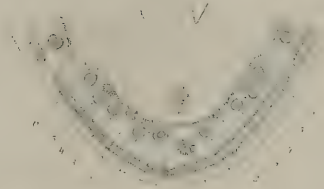


Fig. 11

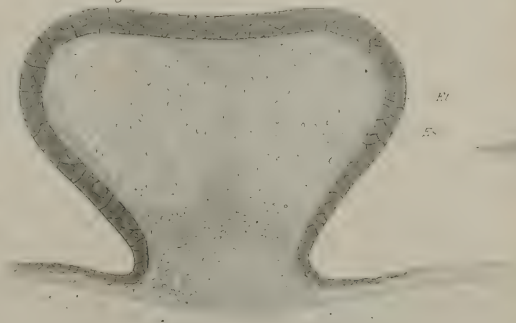


Fig. 7

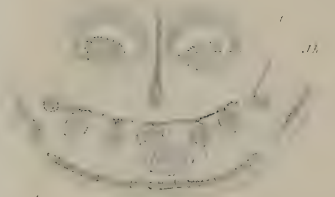


Fig. 10

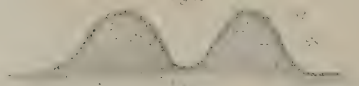


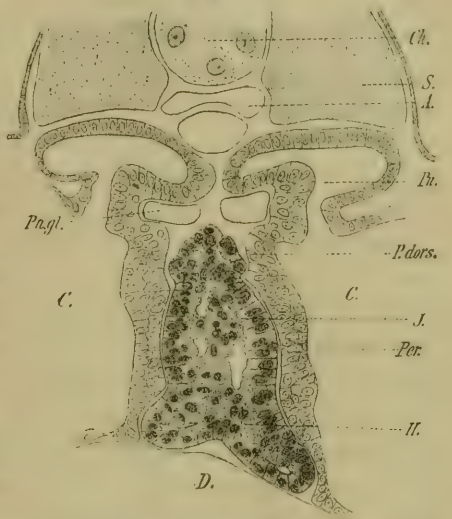
Fig. 8

Fig. 9

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

zukommt. In Folge ihrer Anwesenheit beschränkt sich das Darmlumen auf unregelmäßig geformte Spalträume, welche hauptsächlich zwischen der äußeren epithelialen Schicht und der inneren Zellenmasse liegen, aber auch in die letztere eingreifen. Gegenüber dem caudalen Theil der Lebertasche entsteht nun in diesem Stadium an der dorsalen Darmwand eine Ausstülpung des Darmepithels, welche den dorsalen Theil der Pankreasanlage vorstellt. Diese Ausstülpung erscheint auf dem Querschnitt dreieckig, indem zwischen ihr und dem Darm eine Einschnürung besteht. Die das Lumen des Darmrohres selbst zum großen Theil einnehmenden Zellen erstrecken sich auch in die Ausbuchtung hinein, so dass auch hier kein größerer Hohlraum besteht, sondern gleichfalls nur Lücken vorhanden sind, die mit denen des Darmes selbst kommuniciren und wieder hauptsächlich zwischen den centralen Zellen und der äußeren epithelialen Lage angeordnet sind, aber auch zwischen den ersteren angetroffen werden. In der nächsten Zeit nimmt diese Ausstülpung an Umfang zu, faltet sich dabei gleichzeitig in vielfacher Weise ein und lässt auf diesem

Fig. 1[1].



Embryo von 23 Tagen. Vergrößerung 1 : 163. Der Schnitt trifft die dorsale Pankreasanlage (*P.dors*) und den caudalen Theil der Leberanlage (*H*). (Vgl. Anm. 1.)

[1] Die Figuren sind sämmtlich mit der Camera gezeichnet und stellen Querschnitte dar. Jeder Schnitt wendet in der Abbildung dem Beschauer seine cranialwärts gekehrte Seite zu. Es gelten folgende Abkürzungen:

A Aorta,
C Cölom,
Ch Chorda dorsalis,
D Dotter,
D.chol Ductus choledochus,
D.p.dors Ductus pancreaticus dorsalis,
H Leberanlage,
J Darm,
L Leber,
P.dors dorsales Pankreas,
P.ventr.d.s rechtes resp. linkes ventrales Pankreas,
Per Peritonealepithel,
Pn Vorniere,
Pngl Glomerulus der Vorniere,
S Urwirbel,
V.card Cardinalvene,
V.p Vena portae,
U Urnierengang,

Wege Drüsengewebe hervorgehen, das sich längs der Dorsalseite des Darmes nach vorn und rückwärts ausbreitet, während sich an der Verbindungsstelle von Drüse und Darm ein Ausführgang sondert. Dabei werden allmählich die das Lumen der Anlage füllenden Zellen verbraucht, so dass schließlich das Epithel des drüsigen Theiles des Organs wie das des Ausführganges eine einfache Schicht darstellt. In derselben Weise kommt es übrigens auch mit der Zeit zur Ausbildung eines geräumigen, von einer einfachen Epithelschicht begrenzten Darmlumens.

Gleichzeitig mit der weiteren Ausbildung der dorsalen Pankreasanlage entwickelt sich die Leber weiter. Die anfänglich taschenförmige Anlage wächst parallel der Ventralseite des Darmrohres caudalwärts aus und differenzirt sich dabei in den Ausführgang, den wir als primitiven Lebergang bezeichnen wollen, und den eigentlichen Drüsenkörper. Damit liegt also das gesammte Organ hinter der Mündung des Leberganges in den Darm, nicht, wie es sonst wenigstens für den größten Theil der Leber der Fall ist, cranial von ihr, und der Lebergang muss, um zur Drüse zu gelangen, in der Richtung von vorn nach hinten mit leicht ventraler Neigung verlaufen. Während nun anfänglich der Lebergang einen Kanal von sehr erheblicher Dicke vorstellt, verkleinert sich sein Umfang mit der höheren Ausbildung der Leber in bedeutendem Maße. In Folge dessen nimmt seine Verbindung mit dem Darm schließlich einen viel kleineren Bezirk der Darmwand ein, als es früher der Fall war. Ganz das Gleiche gilt für den Ductus pancreaticus dorsalis. Wahrscheinlich steht hiermit in Zusammenhang, dass wir später die Mündung des dorsalen pankreatischen Ganges etwas hinter dem Niveau der Lebermündung gelagert finden.

Kurze Zeit, nachdem die dorsale Pankreasanlage begonnen hat, sich nach vorn und rückwärts auszudehnen, tritt eine Lageänderung des Darmkanales in der Pankreas- und Lebergegend ein. Er giebt seinen geraden Verlauf auf und legt sich in der bezeichneten Gegend in einen flachen Bogen, der mit seinem Scheitel in die linke Hälfte des Cöloms hineinragt und demnach mit der Konkavität nach rechts sieht. Er hat dabei das linke Blatt des visceralen Peritoneums vor sich hergestülpt, während das rechte Blatt keine Beeinflussung seiner Lage erfuhr. In der Konkavität des Bogens liegt das dorsale Pankreas. Auf Querschnitten, die dasselbe treffen, findet man jetzt das Darmrohr nicht mehr rein ventral wie Anfangs, sondern ventral und links von ihm gelagert (vgl. Fig. 2 und 4). Damit hat die

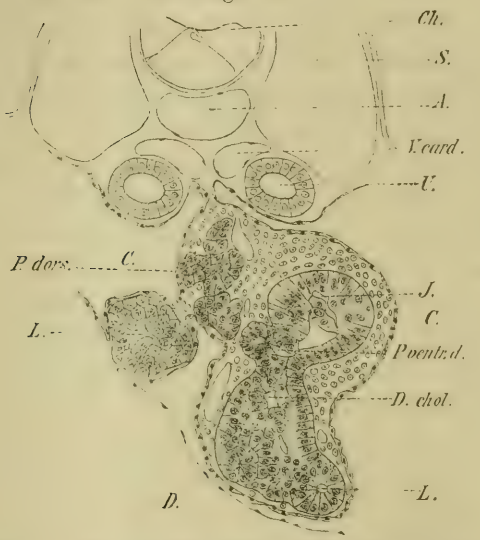
Drüse Platz zu einer weiteren Ausdehnung gewonnen und lässt in der That ihr Gewebe etwas ventralwärts vorwachsen. Gleichzeitig hat sich auch die Verlaufsrichtung des dorsalen Ductus pancreaticus geändert. Derselbe zieht nunmehr von rechts und von der Dorsalseite her nach links und ventralwärts zu seiner Mündungsstelle an der Dorsalseite des Darmes (Fig. 4). In Zusammenhang mit dem Auftreten der Darmkrümmung erfährt die Leber eine leichte Verschiebung nach der linken Körperseite. Wenn die Mündungsstelle ihres Ganges an der Darmwand Anfangs gerade ventralwärts sah, hat sie sich damit etwas nach links gedreht und die ursprünglich gerade nach rechts und links gekehrten Seiten des Leberganges sehen jetzt nach rechts und ventralwärts resp. links und dorsalwärts.

Bald darauf (spätestens am 30. Tage) kommt es nun am primitiven Lebergang unmittelbar an seiner Mündung in den Darm zur Entwicklung zweier einander gegenüber gelegener Ausstülpungen des Epithels, einer rechten und einer linken, nach deren Auftreten der sie tragende Rest des primitiven Leberganges als Ductus choledochus zu bezeichnen ist. Sie stellen die beiden ventralen Anlagen der Bauchspeicheldrüse vor (Fig. 2 und 3 *P.ventr.d* und *s*). In jede derselben führt ein feines spaltförmiges Lumen hinein, um welches die Epithelzellen radiäre Anordnung zeigen und das mit dem noch stark beengten Lumen im Inneren des Ductus choledochus kommunicirt. Beide ventralen Anlagen produciren Drüsengewebe, während an ihrer Verbindungsstelle mit dem Ductus choledochus je ein Ausführgang zur Entwicklung gelangt. In einem allerdings rasch vorübergehenden Stadium haben wir also drei, an drei verschiedenen Stellen entspringende und von einander getrennte Pankreasanlagen.

Während des Auftretens der ventralen Anlagen beginnt nun aber die Leber eine Verlagerung nach rechts zu erfahren, die das Organ allmählich seiner definitiven Lage zuführt. Dabei giebt die Leber ihre ventrale Lage zum Darm auf, um schließlich ganz auf der rechten Seite desselben zu liegen. Während wir weiter unten genauer auf die hier sich abspielenden Vorgänge eingehen müssen, interessirt uns jetzt zunächst nur der Beginn der Bewegung. In ihren ersten Anfängen beeinflusst sie die Lage des Darmrohres selbst nicht, wohl aber ändert sich die Verlaufsrichtung des Ductus choledochus und die Orientirung seiner Mündung in den Darm. Die letztere wird nach rechts hinüber gezogen, und während wir sie eben noch an dem nach links und ventralwärts sehenden Theil der Darmperipherie gelagert fanden, sehen wir sie weiterhin nach rechts

und ventralwärts gerichtet. Damit verläuft jetzt der Lebergang, um zu seiner Mündung zu gelangen, von rechts und hinten nach links und vorn, gleichzeitig dorsalwärts etwas ansteigend, und der Theil seiner Peripherie, der vorher nach rechts und ventralwärts gekehrt war, sieht nun nach rechts und dorsalwärts. Die hier sich entwickelnde rechte ventrale Pankreasanlage ist damit gleichfalls nach

Fig. 2.



Embryo von 30 Tagen. Vergrößerung 1 : 125. Bezeichnungen vgl. Anm. pag. 91. Die Figur stellt die rechte ventrale Pankreasanlage (*P.ventr.d*) in ihrem Zusammenhang mit dem Ductus choledochus (*D.chol*) und ihrer Lage zum dorsalen Pankreas (*P.dors*) dar. Wie die Nachbarschnitte der Serie zeigen, ist die Anlage nicht mehr so einfach, wie sie hier erscheint. Sie hat bereits begonnen sich einzufalten. Ventral vom dorsalen Pankreas erscheint in der Figur der Querschnitt eines cranialwärts ragenden Fortsatzes der Leber, dessen Zusammenhang mit der Hauptmasse des Organs durch Vergleich mit Fig. 4 verständlich wird.
Unter dem Peritonealepithel liegen eine Menge von Zellen, welche theils bindegewebiger Natur sind, theils der Muscularis des Darmrohres angehören.

Fig. 3.

Derselbe Embryo wie in Fig. 2. Vergr. 1 : 125. Linke ventrale Pankreasanlage (*P.ventr.sin*). Es gilt auch hier das in der Erklärung zu Fig. 2 über die rechte ventrale Anlage Gesagte.

rechts und dorsalwärts, d. h. auf das dorsale Pankreas zu, die linke ventrale Anlage dagegen links und ventralwärts gerichtet: dabei ist die rechte ventrale Anlage gleichzeitig in die nächste Nachbarschaft des dorsalen Abschnittes des Pankreas gelangt (Fig. 2). In Folge dessen treffen die von beiden Anlagen gelieferten Drüsenschläuche sehr bald auf einander, so dass damit eine Vereinigung des dorsalen und rechten ventralen Theiles des Pankreas zu Stande kommt. An-

dererseits dehnt sich der rechte ventrale Drüsentheil auch caudal- und cranialwärts aus und trifft vor und hinter dem Ductus choledochus auf das von der linken ventralen Anlage gelieferte Drüsengewebe, das sich in gleicher Richtung ausbreitet, so dass dann der Ductus choledochus ringförmig von Pankreasgewebe umschlossen wird. Damit stellt jetzt die Bauchspeicheldrüse eine einheitliche Drüse vor, welche drei Ausführgänge entsendet. Der eine derselben mündet an der Dorsalseite des Darmes hinter dem Niveau der Choledochusmündung, zwei münden getrennt von einander in das Ende des Leberganges. Hervorzuheben ist, dass der größte Antheil am Aufbau der Drüse vom dorsalen Pankreas geliefert wird, der kleinste von der linken ventralen Anlage ausgeht.

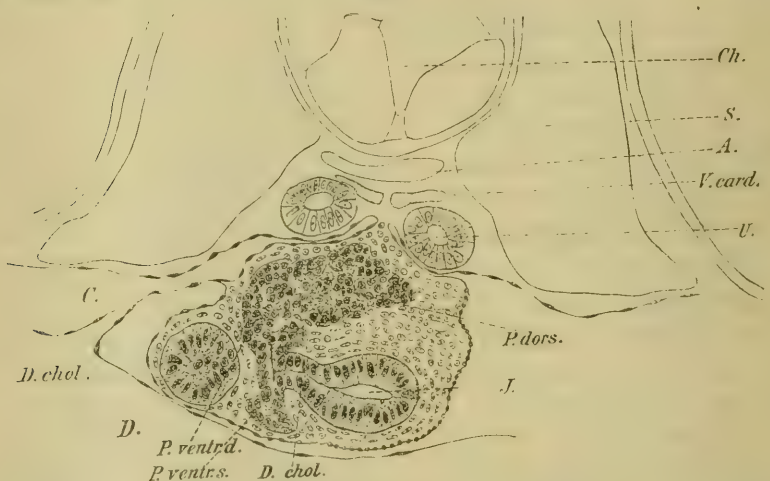
Während die eben geschilderte Vereinigung der drei Drüsenanlagen zu einem einheitlichen Organ noch vor sich geht, nimmt die bereits berücksichtigte Rechtswanderung der Leber ihren Fortgang. Anfangs sahen wir durch dieselbe nur die Richtung des Ductus choledochus und die Lage der Mündung desselben beeinflusst. Nunmehr werden Darmkanal und Pankreas in erheblicher Weise in Mitleidenschaft gezogen. Die damit einsetzende Bewegung stellt sich dar als eine Drehung, welche der Darm sammt seinen Anhangsorganen in der Leber- und Pankreasgegend ausführt. Diese Drehung erfolgt um eine Achse, welche man sich durch die dorsale Befestigungsstelle des dorsalen Mesenteriums sagittal verlaufend denken muss, und geht in der Richtung von links nach rechts vor sich. Der Vorgang wird verständlich bei einem Vergleich der Fig. 2 und 5, von denen die letztere den Zustand nach Beendigung der Drehung

Fig. 4.

Derselbe Embryo wie in Fig. 2 und 3. Vergrößerung 1 : 125. Bezeichnungen vgl. Anm. pag. 91. Die Zeichnung zeigt das dorsale Pankreas (*P.dors*), seinen Ausführgang (*D.p.dors*) und seine Lage zum Darm (*J*). Wie die Lage der ventralen Umbiegungsstelle des visceralen Peritoneums zeigt, hat die Leber bereits ihre Verschiebung nach rechts begonnen. Der dargestellte Querschnitt liegt hinter dem der Fig. 2 und 3.

darstellt. Das ganze vom Peritoneum überkleidete Packet, das Leber, Darm und Pankreas an dieser Stelle bilden, wird derart in seiner Gesammtheit verlagert, dass der ursprünglich nach rechts gerichtete Theil seiner Oberfläche jetzt nach rechts und dorsalwärts, der Anfangs nach links gerichtete Theil nunmehr ventralwärts gegen die Dottermasse sieht. Wenn wir die Lage der Organe zu einander nach Beendigung der Drehung betrachten, so finden wir dann die Leber bereits stark nach rechts verschoben, und mit ihr die Befestigungsstelle des ventralen Mesenteriums, das die Leber um-

Fig. 5.



30tägiger Embryo, von höherem Entwicklungszustand als der von Fig. 2—4. Vergrößerung 1 : 186. Bezeichnungen vgl. Anm. pag. 91. Die Abbildung demonstrirt die veränderte Lage der Eingeweide gegenüber der Anordnung derselben in Fig. 2 und 4. Auf dem Schnitt ist die Verbindung des rechten ventralen und dorsalen Pankreas (*P. ventr. d* und *P. dors*) zu erkennen. Beide ventralen Anlagen, nunmehr rechts vom Darm (*J*) gelagert, stehen je mit einem kurzen Ausführgang mit dem Ductus choledochus (*D. chol*) an dessen rückwärts gekehrter Wand in Zusammenhang. Wie die vorhergehenden Schnitte der Serie zeigen, stellt der Kanal, der in der Abbildung beide aufnimmt, das vorderste Ende des Ductus choledochus vor.

schließt, in gleichem Sinne verlagert. Die Leber liegt dabei schon ganz auf der rechten Seite des Darmrohres. Die Mündungsstelle des Ductus choledochus sieht genau nach rechts. Um zu ihr zu gelangen, muss letzterer gerade von rechts hinten nach links vorn verlaufen. Damit ist auch die Lage der beiden ventralen Pankreastheile jetzt eine andere als früher. Sie liegen nunmehr naturgemäß auf der rechten Seite des Darmes, und der ursprünglich rechte ventrale Theil der Drüse gerade dorsal, der linke ventral vom Ductus choledochus. Dem entsprechend kommt der Ductus pancreaticus

ventralis dexter jetzt von der Rücken-, der Ductus ventralis sinister von der Ventralseite her zur Mündung in den Leberausführgang. Ganz in demselben Sinne wie die Mündung des Ductus choledochus ist auch die Mündung des dorsalen Pankreasganges verlagert worden. Wenn dieselbe, wie noch Fig. 4 zeigt, nach rechts und dorsalwärts gerichtet war, ist sie jetzt gerade dorsalwärts gekehrt. Auch die Lage des dorsalen Pankreas zum Darm hat eine Änderung erfahren. Da seine vorher auf den rechten Theil der Leibeshöhle zugekehrte Oberfläche jetzt mehr dorsalwärts gerichtet ist, so kommt der Darm wieder in rein ventrale Lage zu diesem Theil der Drüse. Dabei ist der ursprünglich nach rechts offene Bogen des Darmes nicht aufgegeben. Er richtet nur jetzt seine Konkavität nach der Dorsalseite und umzieht hier die ventral gekehrte Fläche des dorsalen Theiles des Pankreas.

Nachdem Leber, Pankreas und Darm in die eben geschilderte Lage zu einander gebracht sind, werden sie gemeinsam über die Dorsalfläche der Dottermasse nach rechts verlagert, indem das dorsale Mesenterium eine entsprechende Verlängerung erfährt. Damit kommt es, scheinbar als direkte Folge der Rechtswanderung der Leber, zur Ausbildung einer Krümmung des Darmrohres, deren Konkavität nach links sieht und deren Scheitelpunkt, etwa in der Gegend der Mündung des Ductus choledochus gelegen, in die rechte Körperhälfte hineinragt. Das Auftreten dieser Krümmung stellt den Beginn der Ausbildung der Gastroduodenalschlinge vor.

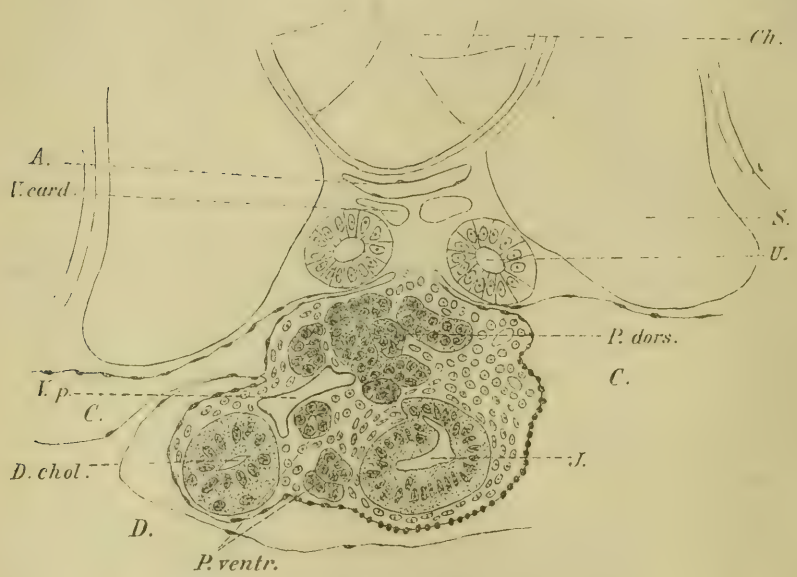
Von den eben geschilderten Vorgängen ist für uns von besonderer Wichtigkeit, dass als Folge derselben das Pankreas nunmehr z. Th. der rechten, z. Th. der dorsalwärts gekehrten Peripherie des Darmes anliegt.

In Folge der engen Nachbarschaft von Pankreas und Ductus choledochus stößt ersteres auch unmittelbar an die Pfortader (Fig. 6 *V.p*), welche ja mit dem Ductus choledochus zur Leber hinzieht. Aus dieser Lagebeziehung ist es verständlich, dass das Pankreas bei seinem weiteren Wachsthum sich an die Äste der Pfortader anzuschließen vermag. Ein Verhalten, das durch Laguesse bereits geschildert wurde (Structure du pancréas et pancréas intra-hépatique chez les poissons. Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences. T. CXII. No. 8).

Wenn wir nun ursprünglich sahen, dass aus der Bauchspeicheldrüse drei Ausführgänge das Sekret theils dem Darm selbst, theils dem Ductus choledochus zuführen, so finden wir später eine Ände-

rung dieser Verhältnisse. Zunächst tritt, nachdem die Vereinigung der drei Drüsentheile zu einem Ganzen eingetreten ist, eine Rückbildung des dorsalen Ductus pancreaticus ein. Der Vorgang, der sich hierbei abspielt, wird erläutert durch den in Fig. 6 dargestellten Befund. Wir sehen hier an der Dorsalseite des Darmkanales, genau an der Stelle, an welcher wir sonst den dorsalen Ductus pancreaticus antreffen, eine kleine zipfelförmige Ausstülpung des Darmepithels.

Fig. 6.



Derselbe Embryo wie in Fig. 5. Vergrößerung 1 : 250. Bezeichnungen vgl. Anm. pag. 91. Der Schnitt liegt hinter dem in Fig. 5 wiedergegebenen. Man findet zwischen Darm (*J*) und Ductus choledochus (*D.chol*) noch Theile des ventralen Pankreas. An der Dorsalseite des Darmes findet sich eine kleine Ausstülpung, die den einen der beiden Theile, in welche der dorsale Ausführgang geschnürt worden ist, vorstellt. Der distale Theil ist gleichfalls noch erkennbar in der Verlängerung des kleinen Divertikels des Darmes. Es liegt der Ventralseite des dorsalen Pankreas (*P.dors*) an.

in welche eine kurze, blinde Fortsetzung des Darmlumens hineinragt. Genau in der Verlängerung dieser Ausstülpung und dicht bei ihr finden wir den Querschnitt eines Kanales, der sich dorsalwärts an das Drüsengewebe des dorsalen Pankreas anschließt. Nach dem ganzen Befund muss man annehmen, dass hier die Reste des dorsalen Ausführungsganges vorliegen, dass derselbe also durch einen Abschnürungsvorgang verloren geht. In älteren Stadien fehlt jede Spur dieses Ganges. Auch die vorher noch vorhandene Ausbuchtung

des Darmlumens ist dann verstrichen. Durch die Rückbildung des dorsalen Ganges wird übrigens, wie ich ausdrücklich hervorheben muss, das Verhalten des zu ihm gehörigen Drüsentheiles in keiner Weise verändert. Wenn nun auch angenommen werden muss, dass vor dem Verschwinden des Ganges eine Kommunikation zwischen den Drüsenräumen des rechten ventralen und des dorsalen Theiles des Pankreas eingetreten ist, so ist doch eine solche bei der Untersuchung des Organs auf Schnittserien nicht nachweisbar; nur so viel ist festzustellen, dass eine Grenze zwischen den Antheilen beider Anlagen am Aufbau des Organs nicht mehr zu finden ist. Eine andere Reihe von Umgestaltungen betrifft die beiden ventralen Ductus pancreatici. Beider Mündungen rücken nämlich immer mehr und mehr auf die Seite des Ductus choledochus, welche dem Darm zugewandt ist, d. h. nach links und hinten sieht. Sie nähern sich damit einander, um schließlich zusammenzutreffen, so dass dann beide Gänge eine gemeinschaftliche Mündung besitzen. An dieser Stelle bildet sich nun weiterhin ein Kanal aus, der erst seinerseits die beiden anfänglich gesondert bestehenden Gänge aufnimmt und wir finden damit jetzt das Pankreas nur mittels eines sich bald gablig theilenden Ganges mit dem Ductus choledochus in Zusammenhang. Da dieser Gang, wie wir weiter unten sehen werden, homolog ist dem mit dem Ductus choledochus vereinigten Ausführgang des Säugethierpankreas, so bezeichnen wir ihn gleich diesem als Ductus Wirsungianus. Allmählich rückt dann die Mündung desselben immer mehr gegen den Darm vor, bis schließlich der Ductus Wirsungianus selbständig neben dem Ductus choledochus in den Darmkanal mündet.

Die Entwicklung des Pankreas hat jetzt im Wesentlichen ihren Abschluss erreicht mit einem Zustand, in welchem wir die Drüse ihrer Hauptmasse nach theils der rechten, theils der dorsalen Peripherie des Darmes angelagert und im Besitz eines Ausführganges finden, der in der Nähe des Leberganges in den Darm mündet (etwa 56. Tag).

Von anderen Teleostiern besaß ich nur 7 mm lange Embryonen von Idus miniatus. Das Pankreas liegt bei diesen Thieren theils rechts, theils dorsal vom Darmrohr. Der Ductus choledochus verläuft, von rechts her kommend, zu seiner Mündung an der rechten Seite des Darmes. Er wird nicht vom Pankreas umschlossen, sondern liegt unmittelbar vor der Drüse. Aus den am meisten ventral gelegenen Theilen der Drüse entsteht ein Ausführgang, der dorsal-

wärts im Inneren der Drüse verläuft und mit einem zweiten Gang zusammentrifft, der, in entgegengesetzter Richtung streichend, zur Entleerung des ganzen übrigen Theiles der Drüse dient. Aus beider Vereinigung geht der Ductus Wirsungianus hervor, der nach links in ähnlicher Richtung läuft wie der Ductus choledochus und dicht bei demselben zur Mündung gelangt. Wenn wir von der nebensächlichen Erscheinung absehen, dass der Ductus choledochus nicht ringförmig vom Pankreas umschlossen wird, so haben wir hier einen Befund, der mit dem bei der Forelle Festgestelltem übereinstimmt. Wir können daraus schließen, dass auch die Entwicklung hier der Hauptsache nach eben so verläuft, wie wir es bei der Forelle sahen, und können damit auch mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen, dass der oben geschilderte Entwicklungsvorgang für die Teleostier allgemeine Gültigkeit besitzt.

Wenn wir jetzt noch kurz die gewonnenen Resultate zusammenfassen, so ergab sich im Laufe der Untersuchung Folgendes: Das Pankreas der Knochenfische entsteht aus drei getrennten Anlagen, einer zuerst auftretenden dorsalen, welche direkt aus der Darmwandung gegenüber, aber gleichzeitig etwas hinter der Lebermündung hervorgeht, und zwei ventralen, die vom primitiven Lebergang ihren Ursprung nehmen. Alle drei Anlagen lassen je einen Ausführgang und einen Theil des Drüsenparenchyms entstehen und vereinigen sich zu einem einheitlichen Organ, indem das von der dorsalen Anlage abstammende Drüsengewebe mit dem der rechten ventralen und dieses mit dem der linken ventralen Anlage verschmilzt. Von den drei Ausführgängen, welche die Drüse zunächst noch hat, mündet der eine dicht hinter dem Niveau der Lebermündung an der Dorsalseite des Darmes, die beiden anderen getrennt von einander in das Ende des Ductus choledochus. Durch Abschnürung geht der dorsale Gang verloren. Die beiden ventralen Gänge übernehmen damit die Sekretabfuhr für die ganze Drüse. Beide vereinigen sich dann in einem gemeinschaftlichen Endstück, dem Ductus Wirsungianus, der Anfangs noch in den Ductus choledochus, später neben demselben in den Darm mündet. Bevor noch die letzterwähnten Vorgänge stattgefunden haben, sind in Zusammenhang mit der Rechtswanderung der Leber und dem Beginn der Ausbildung der Gastroduodenalschlinge Lageänderungen der Verdauungsorgane eingetreten, welche zur Folge haben, dass die ursprünglich ventralen Theile des Pankreas jetzt rechts vom Darm liegen, während der dorsale Abschnitt

wieder in die dorsale Orientirung zum Darmrohr gelangt, die er zeitweilig aufgegeben hatte.

In diesen Angaben weiche ich in wichtigen Punkten von E. Laguesse[1] ab, der als der Einzige, so weit mir bekannt, die Entwicklung des Pankreas der Teleostier zum Gegenstand einer speciellen Untersuchung gemacht hat. Als Objekt diente auch ihm die Forelle. Laguesse lässt hier das Pankreas aus einer Anlage hervorgehen, die sich an der Dorsalseite des Darmes en face, mais un peu en arrière du diverticulum hépatique entwickelt. Dann nimmt er an, dass die Mündungsstellen des Pankreas und der Leberanlage auf einander zu rücken, so dass schließlich Ductus pancreaticus und Ductus choledochus neben einander an der rechten Seite des Darmkanales in letzteren münden. Laguesse kennt also zwar die dorsale Anlage und den ihr zugehörigen Ausführgang, er kennt ferner den Ductus Wirsungianus, identificirt aber beide Gänge, da er die ventralen Drüsenanlagen übersah und die Abschnürung des dorsalen Ganges nicht beobachtete. Man muss annehmen, dass er den Befund vor dem Auftreten der ventralen Anlagen und denjenigen nach der Vereinigung der drei Theile des Pankreas und nach dem Verust des dorsalen Ganges mit einander in Zusammenhang brachte, ohne die Zwischenzustände zu kennen, und kann sich so die irrthümliche Auffassung, zu der er gelangte, erklären.

Es bleibt jetzt noch übrig, die Entwicklungsweise des Pankreas der Teleostier in Beziehung zu bringen zu dem entsprechenden Vorgang in anderen Wirbelthiergruppen. Wenn wir die Litteratur zu diesem Zweck durchmustern, so treffen wir zunächst auf eine Arbeit von v. Kupffer über die Entwicklung des Pankreas und der Milz von Accipenser[2]. Während Balfour und Parker[3] bei Lepidosteus für das Pankreas nur eine Anlage an der dorsalen Darmwand etwas hinter der Mündungsstelle der Leber kannten, entdeckte v. Kupffer beim Stör für diese Drüse vier von einander getrennte Anlagen. Zwei davon entstehen als Ausstülpungen des primitiven Leberganges,

[1] E. Laguesse, Développement du pancréas chez les poissons osseux. Comptes rendus hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie. T. I. Série IX. Année 1889.

[2] C. v. Kupffer, Über die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münchener medicinische Abhandlungen. VII. Reihe. 4. Heft. München 1892.

[3] F. M. Balfour and W. N. Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Philosophical Transactions of the R. Society of London. Vol. 173. Part II. London 1882.

eine dritte bildet sich am Ende des Mitteldarmes an der Dorsalseite desselben aus, endlich kommt noch eine dorsale Anlage am Beginn des Mitteldarmes zur Entwicklung. Jede der beiden letzteren bringt aber nur in ihrer rechten Hälfte Pankreasgewebe, linkerseits dagegen die lymphatischen Elemente der Milz hervor. Die aus den rechten Hälften der dorsalen Anlagen entstehenden Drüsenschläuche breiten sich an der rechten Seite des Darmkanales aus, vereinigen sich hier mit einander und schließlich auch mit dem rechten Theil der aus den beiden ventralen Anlagen hervorgehenden Drüsenmasse zu einem einheitlichen Organ. Die Verbindung der dorsalen Theile mit dem Darmlumen wird aufgegeben, die beiden den ventralen Anlagen entstammenden Ductus pancreatici bleiben dagegen erhalten, sondern sich vom Ductus choledochus und münden dann schließlich selbständig je in einen Appendix pyloricus aus.

Nur drei Anlagen finden wir bei den Amphibien[1,2]. Wieder gehen zwei derselben vom primitiven Lebergang aus. Die dritte entsteht an der dorsalen Wand des Darmkanales, gegenüber aber gleichzeitig etwas vor der Mündung des Leberganges. Aus jeder der drei Anlagen entwickelt sich ein Ausführgang und ein Theil des Drüsenparenchyms. Der dorsale Drüsentheil verschmilzt bald mit dem rechten ventralen, dieser mit dem linken ventralen, so dass schließlich eine einheitliche Drüsenmasse zu Stande kommt. Nun wird bei den Anuren der dorsale Ausführgang abgeschnürt und geht verloren, bei den Urodelen bleibt er erhalten und steht im fertigen Zustand vor der Choledochusmündung dicht hinter dem Pylorus mit dem Darmkanal in Zusammenhang. Die beiden ventralen Ausführgänge erhalten schließlich in beiden Gruppen ein gemeinsames Endstück, das in den Ductus choledochus mündet, ein Verhalten, das allerdings später noch erhebliche Verschiebungen erfahren kann. Dass stets die ventralen Anlagen mit einander verschmelzen, ist bei der unmittelbaren Nachbarschaft beider verständlich; aber auch das stete Eintreten der Vereinigung der rechten ventralen und der dorsalen Anlage erklärt sich aus den Lagebeziehungen der Baucheingeweide zu einander, worauf ich unter theilweiser Berichtigung der in meiner Anm. 2 citirten Dissertation gegebenen Auffassung noch hinweisen möchte. Während der ersten Entwicklung der beiden ventralen Pan-

[1] A. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

[2] E. Goeppert, Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII. Heft 1. 1891.

kreasanlagen rückt die Leber nach rechts. Damit verläuft in diesem Stadium der Ductus choledochus von rechts her zu seiner Mündung in den Darm. Die Seite seiner Peripherie, die das rechte ventrale Pankreas trägt, sieht damit jetzt dorsalwärts. Das letztere ist dann gleichfalls dorsalwärts, d. h. auf das dorsale Pankreas zu gerichtet und gleichzeitig demselben genähert worden. Dazu kommt, dass das dorsale Pankreas in Folge der Lagerung des ihm zugehörigen Darmabschnittes hauptsächlich nach der rechten Seite sich entfaltet. Das rechte ventrale Pankreas ist schließlich bei seinem Wachsthum fast darauf beschränkt, sich dorsalwärts auszudehnen, da es in cranialer Richtung durch die Leber, in caudaler durch den Dotterdarm in seinem Wachsthum behindert ist. Auf diesen Verhältnissen beruht es also, dass stets das rechte ventrale Pankreas mit dem dorsalen zur Vereinigung gelangt.

Während genauere Angaben über den Entwicklungsmodus des Pankreas der Reptilien noch fehlen, ist erst kürzlich eine Arbeit von W. Felix[1] erschienen, in welcher die Pankreasentwicklung beim Hühnchen behandelt und die Darstellung ergänzt wird, welche A. Goette[2] bereits 1867 für diesen Vorgang gegeben hat. Auch beim Hühnchen finden sich nach Felix drei Anlagen, eine dorsale gegenüber der Leberanlage und zwei ventrale, die von dem cranialen der beiden Lebergänge ihren Ursprung nehmen. Alle drei liefern Drüsengewebe und je einen Ausführgang. Die letzteren bleiben alle erhalten und münden dauernd getrennt von einander. Die Art und Weise, wie die drei Anlagen zu einem einheitlichen Drüsenkörper zusammentreten, hat in der Arbeit keine Berücksichtigung gefunden.

Eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den bei den Amphibien erkannten Vorgängen weist die Pankreasentwicklung der Säugethiere nach den Untersuchungen von Stoss[3] auf. Bei Schafsembryonen entwickelt sich die Drüse aus einer paarigen ventralen Anlage, die mit dem primitiven Lebergang zusammenhängt und einer dorsalen Abschnürung des Darmrohres. Die letztere liegt, wie aus mehreren Abbildungen von Plattenmodellen des Darmtractus hervorgeht, gegenüber dem vorderen Theile der Leberanlage und greift

---

[1] W. Felix, Zur Leber- und Pankreasentwicklung. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1892.

[2] A. Goette, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanales im Hühnchen. Tübingen 1867.

[3] A. Stoss, Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Inaug.-Diss. Leipzig 1892.

sogar noch etwas cranialwärts über dieselbe hinaus. Diese Anlagen vereinigen sich zu einer einheitlichen Drüsenmasse. Die unmittelbar zusammenhängenden ventralen Anlagen verschmelzen mit einander und lassen ihre Ausführgänge dann zu einem gemeinschaftlichen Endstück, den Ductus Wirsungianus zusammentreten. Die rechte Hälfte dieser ventralen Drüsenmasse verbindet sich an der rechten Cirkumferenz des Darmkanales mit dem aus der dorsalen Anlage hervorgehenden Drüsengewebe. Die Erklärung für diesen Vorgang findet sich nach Stoss in einer Achsendrehung, die das Duodenum erfährt. Diese bewirkt, dass die Mündung des Ductus choledochus nicht mehr ventralwärts, sondern wenigstens zeitweilig nach rechts sieht (Fig. 91). Dadurch wird mit dem Endstück des Leberganges das rechte ventrale Pankreas in dorsaler Richtung verlagert und der dorsalen Drüsenanlage genähert. Die Folge davon ist die Verschmelzung beider Theile. Der dem dorsalen Theil ursprünglich eigene Ausführgang geht beim Schaf durch Abschnürung verloren, erhält sich dagegen in anderen Fällen (Pferd, Hund, oft Mensch) neben dem Ductus Wirsungianus und mündet dann vor dem Ductus choledochus, näher am Pylorus als letzterer in den Darm (Ductus Santorinianus). Beim Schwein und Rind wiederum finden wir allein den Santorini'schen Gang erhalten, der Ductus Wirsungianus ist hier aufgegeben worden. Auch für die Katze gilt, nach der oben citirten Arbeit von W. Felix[1] die Stoss'sche Darstellung der Pankreasentwicklung. In der gleichen Abhandlung wird für die Bauchspeicheldrüse des Menschen gleichfalls die Entstehung aus dorsaler und ventraler Anlage festgestellt. Die letztere geht vom Ductus choledochus aus und ist wahrscheinlich paarig mit rudimentärer linker Hälfte. Ihr Ausführgang ist der Ductus Wirsungianus, der der dorsalen Anlage der Ductus Santorini. Auch Zimmermann[2] und Phisalix[3] trafen bei je einem menschlichen Embryo zwei Pankreas, von denen das vordere mit dem Darm selbst, das hintere mit dem Lebergang in Verbindung stand. Auch O. Hamburger[4] hatte sie beschrieben. Merkwürdigerweise behauptet aber Letzterer, dass die später mit dem Ductus

[1] W. Felix, l. c.

[2] Zimmermann, Rekonstruktion eines menschlichen Embryo. Verhandl. der Anatom. Ges. auf der III. Versammlung. Berlin 10.—12. Oktober 1889.

[3] C. Phisalix, Étude d'un embryo humain de 10 millimetres. Arch. d. Zool. expér. et gén. Série 2. T. 6. 1888.

[4] O. Hamburger, Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anatom. Anzeiger. VII. Jahrg. Nr. 21 und 22.

choledochus verbundene Anlage ursprünglich gegenüber dem letzteren aus der Darmwand ihre Entstehung nimmt und erst später mit dem Lebergang in Verbindung tritt. Da diese Angabe durch die genaue Felix'sche Untersuchung keine Bestätigung erfuhr, so ist sie mit Vorsicht aufzunehmen.

Nach Allem fehlen vor der Hand eingehende Untersuchungen über die Pankreasentwicklung, abgesehen von den Cyclostomen, deren Bauchspeicheldrüse überhaupt einer genaueren Prüfung bedarf, nur bei Selachiern und Reptilien.

Überall sonst findet sich eine mehrfache Anlage des Pankreas. Überall treffen wir eine, beim Stör sogar zwei dorsale Anlagen der Drüse. Die vordere derselben entspricht ihrer Lagerung nach im Allgemeinen der dorsalen Pankreasanlage der übrigen Wirbelthiere. Die dorsale Pankreasanlage der letzteren ist aber nicht bei Allen ganz gleich gelagert. Wenigstens in späteren Stadien liegt die Mündung des ihr entstammenden Ausführganges bei Amphibien und Säugethieren vor dem Niveau der Mündung des Ductus choledochus, bei Teleostiern hinter demselben, beim Hühnchen dagegen annähernd in der Höhe der Lebergangsmündung. Wir sehen nun aber, dass Verschiedenheiten der Lage des dorsalen Pankreas beim ersten Auftreten desselben kaum existiren. Man kann höchstens sagen, dass die Anlage bei Amphibien und Säugethieren (speciell beim Schaf) gegenüber dem cranialen Theil der Leberanlage, bei Teleostiern gegenüber dem caudalen Theil der Leberanlage auftritt. Weiter findet man, wie Felix auf Grund der His'schen Abbildungen des Darmsystems menschlicher Embryonen feststellt, die dorsale Anlage der Bauchspeicheldrüse hier theils vor, theils hinter, theils gegenüber der Leberanlage, während später der ihr zugehörige Ductus Santorinianus stets zwischen Ductus choledochus und Pylorus mündet[1]. Damit kommt man zur Überzeugung, dass die Differenzen der Lage der dorsalen Anlage nur auf Wachsthumsverschiebungen beruhen, die an der Darmwand Platz greifen und das eine Mal eine cranialwärts, das andere Mal eine caudalwärts gerichtete Verlagerung der Mündung des dorsalen Ganges bewirken, während bei ihrem Ausbleiben (beim Hühnchen) die letztere annähernd genau im Niveau der Mündung des Ductus choledochus zu liegen kommt. Die

[1] W. Felix erklärt diese scheinbare Änderung der Lage des dorsalen Pankreas beim Menschen durch eine caudalwärts gerichtete Verschiebung der Choledochusmündung.

Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, ist dann ferner die dorsale Pankreasanlage der Teleostier und aller höheren Wirbelthiere homolog der vorderen der beiden dorsalen Anlagen des Störs. Außer dem dorsalen Theil des Pankreas besteht nun überall eine paarige ventrale Anlage, die vom primitiven Lebergang dicht bei seiner Mündung in den Darm ausgeht.

Jede der drei resp. vier Anlagen producirt einen Theil des Drüsengewebes und einen Ausführgang. Aus ihnen geht schließlich eine einheitliche Drüse hervor, indem sie unterhalb des Peritoneums auf einander zu wachsen, bis sie zur Vereinigung gelangen. Die Vereinigung geht überall in derselben Weise vor sich. Stets verschmilzt die linke ventrale Anlage mit der rechten, diese mit der dorsalen. Diese Gesetzmäßigkeit beruht darauf, dass die Anlagen entweder von vorn herein oder in Folge späterer Verlagerungen einander so nahe benachbart sind, dass ihr Wachsthum sie nothwendig zusammentreffen lassen muss. Das Erstere ist, wie ohne Weiteres verständlich, für die beiden ventralen Anlagen der Fall, das Zweite gilt für die Verbindung der rechten ventralen und der dorsalen Anlage. Hierbei kommt in Betracht, dass die Lagebeziehung zwischen Leber und Darm im Laufe der Entwicklung nicht die ursprüngliche bleibt, sondern in dem Sinne eine Änderung erfährt, dass der Ductus choledochus später nicht mehr, wie anfänglich von der Ventralseite, sondern von rechts her zu seiner Mündungsstelle hinzieht. Damit sieht der ursprünglich nach rechts gerichtete Theil seiner Peripherie dorsalwärts, und das von hier ausgehende rechte ventrale Pankreas kommt in die unmittelbare Nachbarschaft des dorsalen Theiles der Drüse zu liegen, so dass beide Drüsenabschnitte bald zur Vereinigung kommen. Derselbe Vorgang, der eine Annäherung dieser beiden Drüsentheile bewirkt, vergrößert die um die linke Cirkumferenz des Darmes gemessene Entfernung zwischen linkem ventralen und dorsalen Pankreas, so dass hier nie eine Vereinigung beider zu Stande kommen kann. Um sich auf weitere Strecken zu verbreiten, bedarf die Drüse nämlich bestimmter Bahnen, längs welcher ihr Wachsthum fortschreitet. Als solche dienen ihr besonders die Venen, wie dies für das Pankreas der Amphibien und Teleostier mehrfach beschrieben ist. So sehen wir auch, wie v. Kupffer darstellt, dass die hintere dorsale Pankreasanlage beim Stör das aus ihr hervorgehende Drüsengewebe längs einer Vena mesenterica vorschiebt und auf diesem Wege mit den vorderen Anlagen in Verbindung tritt.

Wenn verschiedene Theile des Pankreas einander berühren, verschmelzen sie. Es treten Anastomosen zwischen ihnen auf. Solche sind bekannt für das Säugethierpankreas. Hier bestehen Verbindungen zwischen Ductus Wirsungianus und Santorinianus. Ob unter diesen Umständen auch die eigentlichen secernirenden Drüsentheile mit ihren Binnenräumen in Kommunikation getreten sind, ist wohl kaum nachzuweisen. Ein solches Verhalten würde eine Analogie zu den bei der Leberentwicklung bekannten Vorgängen darstellen. Auf dem Bestehen von Kommunikationen beruht es, dass sehr oft der eine oder der andere der Ausführgänge der Rückbildung verfällt. Meist ist dies der Fall bei denjenigen Gängen, welche den dorsalen Anlagen entstammen. Ganz ausnahmsweise dagegen geht der ventrale Gang verloren (so weit bekannt nur beim Schwein und Rind). In relativ wenigen Fällen finden wir also das Pankreas im Besitz aller seiner ursprünglichen Verbindungen mit dem Darmkanal. Dies trifft sich bei den urodelen Amphibien und manchen Säugethieren, bei welchen dann der den beiden ventralen Anlagen zugehörige Gang als Ductus Wirsungianus von dem der dorsalen Anlage entstammenden Ductus Santorinianus unterschieden wird. Man könnte nun daran denken, dass diese Rückbildung von Ausführgängen ihren Grund hat in einer Rückbildung der zu ihnen gehörigen Theile der Drüse. Eine derartige Auffassung ist aber nicht möglich, da die Anlagen, welche später ihren Ausführgang einbüßen, also meistens die dorsalen, in wenigen Fällen die ventralen, trotzdem einen sehr erheblichen Antheil des Drüsengewebes liefern, an welchem keinerlei Rückbildungserscheinungen zu bemerken sind[1]. Es bleibt damit nur

[1] In der bereits mehrfach citirten Arbeit von W. Felix (Zur Leber- und Pankreasentwicklung) spricht der Verf. allerdings von einer Rückbildung des dorsalen Pankreas der Katze, welche bewirke, dass das definitive Pankreas in seiner Lage und mit seinem Ausführgange dem ventralen Pankreas des Hühnchens entspricht und meint, dass dies für die meisten Säugethiere zu gelten scheine. Dem gegenüber muss ich bemerken, dass Felix in keiner Weise, weder durch seine Beschreibung noch durch seine Abbildungen, den Beweis für die Rückbildung des dorsalen Pankreas der Katze erbringt. Ferner geht aus der Stoss'schen Darstellung hervor, dass von der dorsalen Anlage beim Schaf wohl der Ausführgang, aber nicht im geringsten das von ihr gelieferte Drüsengewebe einer Rückbildung verfällt. Eben so wenig spricht das Verhalten der fertigen Bauchspeicheldrüse der anderen Säugethiere für eine solche, da ja bei Vertretern der meisten Ordnungen sogar das Erhaltenbleiben des dorsalen Ganges konstatirt ist. Wenn Felix als Stütze für seine Behauptung anführt, dass das Pankreas der Wiederkäuer und Fleischfresser vollständig im Ligamentum hepato-duodenale liege, so muss dem gegenüber auf die Stoss'sche Darstellung der Pankreas-

übrig anzunehmen, dass ein Ausführgang aufgegeben wird, weil er funktionslos geworden ist, indem andere Gänge bessere Abflussbedingungen bieten und damit fast oder ganz ausschließlich vom Drüsensekret als Weg benutzt werden. Im Einzelnen wird es allerdings schwierig sein, derartige Bevorzugungen des einen Ganges vor dem anderen nachzuweisen.

Es ist endlich die Ansicht ausgesprochen worden, dass die dorsalen und ventralen Theile des Pankreas ein verschiedenes phylogenetisches Alter hätten, indem der dorsale Theil, der in der Ontogenie am frühesten auftritt, den ältesten, die ventralen Theile, als später entstehend, auch den phylogenetisch jüngsten Abschnitt des Organs darstellten. Diese Auffassung scheint mir aber nicht begründet zu sein, denn die Verspätung des Auftretens des ventralen Pankreas findet ihre Erklärung dadurch, dass dasselbe seine Entstehung vom primitiven Lebergang nimmt, der erst ein bestimmtes Entwicklungsstadium erreicht haben muss, ehe seine weitere Sonderung beginnen kann. Ich finde darum keinen Grund, an der phylogenetischen Gleichalterigkeit aller Theile des Pankreas zu zweifeln.

Vergleichen wir jetzt zum Schluss noch die Entwicklung des Pankreas beim Stör mit der der höheren Wirbelthiere, so erscheint uns die erstere, wie dies bereits v. KUPFFER[1] ausführt, in einem primitiveren Verhalten, und es muss als höchst wahrscheinlich gelten, dass die Vorfahren der übrigen Gruppen gleichfalls ein mehr-, mindestens ein viertheiliges Pankreas besessen haben, von dem sich dauernd nur die drei vordersten Theile erhalten haben, während der hinterste Abschnitt rückgebildet wurde. Hierbei darf man aber nicht an die Folgen einer Rückbildung des gesammten Apparates denken, da kein Grund vorliegt, anzunehmen, dass bei den höheren Formen die Bauchspeicheldrüse an Bedeutung für den Organismus eingebüßt habe, vielmehr kann man den Vorgang nur so auffassen, dass von

---

entwicklung beim Schaf und die Thatsache hingewiesen werden, dass beim Hund gerade der dorsale Ductus pancreaticus und damit selbstverständlich auch der ihm zugehörige Drüsentheil erhalten bleibt. Für die auffallende Lage des Pankreas muss damit eine andere Erklärung gesucht werden. Nach Allem muss ich es als unerwiesen ansehen, dass bei der Katze eine wirkliche Rückbildung der dorsalen Anlage eintritt, und kann allgemein für das Pankreas der Säugethiere nur daran festhalten, dass es dem ganzen Pankreas des Hühnchens, nicht bloß dem ventralen Theil desselben entspricht, wenn es auch gelegentlich den dorsalen Gang verloren hat.

[1] C. v. KUPFFER, l. c.

den ursprünglich vorhandenen vier Theilen der Drüse drei, durch besondere Bedingungen begünstigt, an Größe und Leistungsfähigkeit zunahmen und damit den vierten Theil entbehrlich machten.

11. Januar 1893.

Am Schluss meiner Arbeit angelangt, sehe ich mich genöthigt, noch auf eine Arbeit einzugehen, die auch die Pankreasentwicklung behandelt, aber dabei die Resultate früherer Untersucher dieser Frage einer eigenthümlichen Beurtheilung unterzieht. Es handelt sich um die Inaugural-Dissertation des Herrn H. Endres: Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über die formbildende Bedeutung des Blutgefäßapparates, unter besonderer Berücksichtigung der damit verbundenen mechanischen Einflüsse. I. Theil. (Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XL. Bonn 1892.) Als Material dienten bei dieser Arbeit eine Anzahl menschlicher Embryonen. Ich will gleich auf die uns speciell interessirenden Punkte eingehen. Für das Pankreas, wie für alle übrigen Darmderivate, so führt Endres aus, spielt vorzugsweise der Blutgefäßapparat die Rolle des formativen Princips, einerseits mechanisch hemmend und spaltend, andererseits physiologisch leitend. Die erstere Bedeutung kommt zur Geltung beim ersten Auftreten der Pankreasanlage, und zwar sind es die beiden Venae omphalo-mesentericae, die hierbei eine Rolle spielen. Zwischen beiden bestehen an drei Stellen Querverbindungen. Die mittlere der letzteren läuft nun über die dorsal gelegene Pankreasanlage hinweg. Liegt diese Querverbindung der Darmwand nicht unmittelbar auf, so ist begreiflich, dass die Anlage zunächst einheitlich ist, dass aber die Drüse bei weiterem Wachsthum auf jene Venenquerverbindung auftreffen muss. Das Gefäß wirkt dann gewissermaßen wie ein »Wellenbrecher« (!), d. h. es nöthigt die Drüse sich zu theilen. Es muss nun hervorgehoben werden, dass es sich bei dieser Darstellung nicht etwa um eine Schilderung von Beobachtungen handelt. So denkt sich vielmehr nur Endres die Zweitheilung des menschlichen Pankreas zu Stande gekommen. Nach seiner Ansicht würde ferner, wenn die dorsale Venenquerverbindungsstrecke der dorsalen Anlage »hart« aufläge, das Pankreas von vorn herein in zwei Theilen aussprossen. Er glaubt die Richtigkeit dieser Ansicht belegt durch einen Befund von Phisalix, der an einem menschlichen Embryo zwei Pankreasausführgänge gefunden haben soll, die, von der dorsalen Darmwand ausgehend, an der Stätte ihres Ursprunges durch den unpaaren Stamm der Vena omph.-mes. getrennt waren. Leider hat nun aber Herr Endres die Phisalix'sche Darstellung missverstanden (cf. l. c. pag. 318). In letzterer wird ausführlich geschildert, dass nur das vordere Pankreas von der Darmwand selbst entspringt, der Ausführgang des hinteren dagegen in den Ductus choledochus mündet. Unter diesen Umständen ist selbstverständlich der Befund von Phisalix nicht in dem von Endres gewünschten Sinn zu verwerthen.

Endres nennt nun auch seine Auffassung nur eine Hypothese, und da die Wahrscheinlichkeit einer Hypothese um so mehr wächst, je zahlreicher die Erscheinungen sind, die sie erklärt, so bringt er zu ihrer Bekräftigung noch eine Darstellung der ersten Entwicklung des Amphibienpankreas zur

Sprache. Er führt einen der Schlusssätze meiner Arbeit über das Amphibienpankreas an, in welchem betont wird, dass das Pankreas aus drei Anlagen hervorgeht, und fährt darauf bezüglich folgendermaßen fort (pag. 441): »Diesem Ausspruch glaube ich nicht beipflichten zu können. Es scheint mir unwahrscheinlich, dass die Bauchspeicheldrüse bei Amphibien spontan caudo-ventral symmetrisch aus zwei Anlagen, craniodorsal aber asymmetrisch aus einer Anlage entstehen soll. Ich halte dafür: die Pankreasanlage ist einheitlich etc.« Der Leser soll sich nun vorstellen, dass die einheitliche dorsale Pankreasanlage, wie auch eine mit den wirklichen Verhältnissen übrigens gar nicht übereinstimmende Abbildung (Taf. XXIV Fig. 22b) zeigen soll, so breit sei, dass sie durch die beiden Dottervenen, welche der dorsalen Cirkumferenz des Darmes hart anliegen sollen, in ein unpaares mittleres Stück und zwei seitliche Theile getheilt wird. An den von den Venen bedeckten Strecken entwickelt sich dann »normales Darmgewebe (!), da hier die Aussprossung der Bauchspeicheldrüse von vorn herein verhindert wird«. Durch Wachsthumszunahme dieser Strecken sollen nun die drei Theile der Drüse von einander getrennt werden; die lateralen werden caudo-ventral »abgesprengt und verschoben«, der mittlere bleibt dorsal und rückt cranialwärts. So gelangen die Pankreastheile an ihren definitiven Ort und »täuschen dann drei gesonderte Anlagen ein und derselben Drüse vor«.

Herr Endres hat es also nicht für nothwendig gehalten, meine Darstellung der Pankreasentwicklung, die übrigens nur eine Bestätigung und Erweiterung der Goette'schen Beschreibung ist, einer Nachprüfung zu unterziehen. Aus einem absolut unzureichenden Grund erklärt er dieselbe einfach für falsch und setzt ein Phantasiegebilde an ihre Stelle. Die Korrektur, die er an meiner Arbeit anbringen will, muss übrigens naturgemäß auch für fast alle Arbeiten gelten, die in dem vorliegenden Aufsatz zur Besprechung kamen.

Ich brauche nun wohl kaum noch die Endres'sche Darstellung als falsch nachzuweisen. Bei den Amphibien wie bei den übrigen hierauf genauer untersuchten Wirbelthieren ist von einer einheitlichen Pankreasanlage gar keine Rede, das hat die ganze Reihe der oben citirten Untersuchungen zur Genüge bewiesen. Die drei Anlagen, aus denen die Drüse der Regel nach hervorgeht, entstehen ferner überall weit getrennt von einander an den Stellen, die sie dauernd einnehmen, und gelangen nicht erst durch Verschiebungen an ihren definitiven Ort. Ein Vorgang, wie ihn Endres sich vorstellt, ist ganz absolut ausgeschlossen. Auch abgesehen davon, würde es Endres wohl sehr schwer fallen, die Anordnung der Venen zur Pankreasanlage, die er postulirt, bei Teleostiern und Amphibien, wie ich auf Grund meiner Erfahrung, und bei Säugethieren, wie ich auf Grund der Stoss'schen Abbildungen behaupten kann, nachzuweisen. Wenn Endres übrigens nur einmal die Pankreasentwicklung von Amphibien oder Teleostiern (für die übrigen Gruppen fehlt mir eigene Erfahrung) untersucht hätte, würde er selbst nicht mehr glauben, dass die dickwandigen massigen Anlagen des Pankreas von den dünnwandigen, schwach entwickelten Venen des Darmrohres beeinflusst werden könnten. Ich kann nicht umhin, noch die seltsame Logik besonders hervorzuheben, deren sich Herr Endres bedient. Er spricht eine Hypothese aus und will ihren erklärenden Werth prüfen. Leider passt sie aber nicht zu den Resultaten einer Untersuchung der einschlägigen Ver-

hältnisse. Herr Endres erklärt dieselben einfach für unwahrscheinlich und stellt den betreffenden Vorgang, ohne ihn aus eigener Anschauung zu kennen oder sich auf andere Untersucher zu stützen, so dar, wie er ihn eben braucht. Damit glaubt er eine Bekräftigung für seine Hypothese gefunden zu haben!

Der Blutgefäßapparat spielt nun eine Rolle bei der weiteren Entwicklung der Drüse, indem er die Wachsthumsrichtung der Drüse bestimmt. In der That schließt sich ja das Pankreas mit Vorliebe an Venen an. Endres bringt nun aber auch die Verbindung des dorsalen und ventralen Drüsentheiles an der rechten Cirkumferenz des Darmrohres mit dem Verlauf der Vena portae in Zusammenhang. Vergebens habe ich mich in der Arbeit nach einem Beweis für diese Behauptung umgesehen. Endres führt nur eine Abbildung der Stoss'schen Arbeit an, die thatsächlich absolut nichts für ihn beweist. Ich kann daher nicht umhin, an der im speciellen und allgemeinen Theil der vorliegenden Arbeit gegebenen Darstellung des Vorganges festzuhalten, und weiß mich dabei im Wesentlichen in Übereinstimmung mit Stoss, wenn auch Letzterer für Säugethiere die Lageänderungen, die das rechte ventrale Pankreas dem dorsalen nähern, etwas anders darstellt als ich es für die Teleostier und Amphibien gethan habe.

Bevor ich schließe, will ich noch hervorheben, warum nach Endres das Pankreas bei der Wahl seiner Wachsthumsrichtung gerade die Venen bevorzugen soll. Dies soll nämlich daran liegen, »dass die fötalen Dotter- und Nabelvenen arterielles Blut führen, arterielles Blut aber in bedeutend höherem Grade auf das Wachsthum eines Zellkomplexes einzuwirken im Stande ist, als venöses«. Dem gegenüber kann ich nur darauf hinweisen, dass z. B. bei den Amphibien das Pankreas sich an die doch sicher venöses Blut führenden Äste der Pfortader anzuschließen pflegt.

Es ist mir unmöglich, auf alle Einzelheiten der Endres'schen Arbeit einzugehen. Ich habe nur diese drei Punkte herausgreifen wollen und hoffe, dass ihre Besprechung bewiesen haben wird, dass die Endres'sche Auffassung der Pankreasentwicklung eine irrthümliche ist.

Während der Korrektur meiner Arbeit erschien eine Arbeit von Ph. Stöhr über das gleiche Thema (Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle. Anatom. Anzeiger. VIII. Nr. 6 und 7). Ich kann jetzt nur noch zu meiner Freude konstatiren, dass meine Resultate mit den Stöhr'schen in den Hauptpunkten übereinstimmen.

Neues über Mammartaschen.

Von

Dr. Hermann Klaatsch.

Als ich im XVIII. Bande dieses Jahrbuches Mammartaschen bei erwachsenen Säugethieren beschrieb und mit den paarigen Mammarorganen der Monotremen homologisirte, fiel mir der Mangel an glatter Muskulatur in den betreffenden Bildungen bei Antilope cervicapra und Ovis aries auf. War auch der negative histiologische Befund aus der rudimentären Natur der Hufthiertaschen erklärlich, so war es doch bei der wichtigen Rolle, welche die glatte Muskulatur stets in den Mammarorganen spielt, erwünscht, den direkten Nachweis führen zu können, dass der in Rede stehende Bestandtheil der Taschenhaut erst sekundär geschwunden sei. Hierzu giebt mir neues Material von Antilopentaschen Gelegenheit, welches ich wie das frühere der Güte des Herrn Dr. Heck in Berlin verdanke.

Das mikroskopische Bild der Mammartaschen von Antilope isabellina stimmt mit dem von A. cervicapra im Allgemeinen überein, zeigt jedoch im Unterschied von letzterer zwischen den Mammartaschendrüsen eine überaus reich entwickelte glatte Muskulatur. Die Elemente derselben formiren Züge, welche in Schichten der Oberfläche parallel angeordnet sind. Der äußere Theil des Corium ist von der Muskulatur eingenommen, nur eine schmale subepidermoidale Zone bleibt davon frei. Weder zu Haaren noch zu den Drüsen hat die Muskulatur nähere Beziehungen.

In alledem stimmt die Mammartaschenhaut von Antilope isabellina vollständig mit derjenigen des Ornithorhynchus-Drüsenfeldes überein, wie aus Gegenbaur's Beschreibung und Abbildung (Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886) hervorgeht.

A. isabellina zeigt eine primitivere Beschaffenheit als A. cervicapra, auch im Verhalten der Drüsen. In der geringen Entfaltung der oberflächlichen Mammartaschendrüsen nähert sich A. isabellina mehr den Monotremen. Die tiefen Drüsen zeigen noch vollständig die typische Form und die Muskulatur gewöhnlicher Schweißdrüsen. Das Lumen der Drüsenschläuche ist mit Epithelzellen gefüllt, die in ungeheurer Menge dem Sekret sich zugesellen.

Vermittelt so der neue mikroskopische Befund in schönster Weise die Mammarorgane der Hufthiere und Monotremen, so zeigt uns das ganze Verhalten der Taschen von A. isabellina, welcher Reichthum der Gestaltung diesen alten Brutorganen einst eigen war. Sehr bemerkenswerth ist die relative Größe der Taschen. Das Thier erreicht etwa die Größe eines Rehes. Erwägen wir dies, so muss die Ausdehnung der Tasche, deren größter Längendurchmesser 4 cm und deren Tiefe 3 cm erreicht, als eine ziemlich beträchtliche bezeichnet werden. Hierin kann die Bursa die Konkurrenz mit dem jüngeren Organ, dem Marsupium aufnehmen.

Ferner ist die Zahl der Taschen von Interesse. A. isabellina besitzt jederseits eine sehr stark entwickelte Tasche, lateral davon jedoch noch eine zweite derartige stark reducirte Bildung in Form ganz flacher, sehr ausgedehnter ovaler Gruben. Spuren einer Duplicität der Taschen konnte ich neuerdings auch bei A. cervicapra konstatiren.

So gewinnt man die Vorstellung, dass die Mammartaschen in jener weit zurückliegenden Zeit, wo sie zum Tragen der Embryonen dienten, der Zahl der letzteren angepasst waren. Dass jene Zeit mit dem oviparen Zustand der Promammalia zusammenfiel, ist nach dem früher Mitgetheilten wahrscheinlich; von diesem Gesichtspunkt aus verdient die streng eiförmige Gestaltung des Taschenlumens (mit lateral spitzem und medial stumpfem Pol) bei Antilope isabellina Beachtung. Dass diese uralten Organe hier noch in solcher Vollendung erhalten blieben, wird sich wohl durch Beziehungen derselben zur sexuellen Zuchtwahl erklären.

Nachträge zu „Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren“.

Von

Wilhelm Leche.

Mit 12 Figuren im Text.

Während der Drucklegung meiner oben genannten, in diesem Jahrbuch erschienenen Arbeit[1] habe ich Gelegenheit gehabt die Entwicklung des Zahnsystems bei einer Reihe von Säugethieren zu untersuchen, bei denen vorher bekannte Eigenartigkeiten im Gebisse interessante Aufschlüsse über die Entwicklungsvorgänge erwarten ließen. Die fraglichen Thierformen, deren Zahnentwicklung in den nachfolgenden Zeilen kurz geschildert werden soll, sind: Myrmecobius fasciatus, vier Typen von Chiroptera und Phoca groenlandica.

Myrmecobius fasciatus.

Myrmecobius hat das Interesse der Forscher vornehmlich durch den Umstand erregt, dass er normal eine größere Anzahl Backenzähne als irgend ein anderes heterodontes Säugethier der Jetztwelt aufweist, und desshalb zu Vergleichungen mit einigen mesozoischen Säugern herangezogen wird oder gar von berufenen Forschern (Thomas, Flower und Lydekker) als ein »unmodified survivor from Mesozoic times« angesehen wird. Poulton, der Entdecker des Ornithorhynchus-Gebisses, hebt sogar die Ähnlichkeit der Backenzähne bei Ornithorhynchus und Myrmecobius hervor.

Eine den citirten Ansichten entgegengesetzte Auffassung vertritt

[1] Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892. pag. 502—547.

Winge[1], indem er den genetischen Zusammenhang des Myrmecobius-Gebisses und der Jura-Säuger in Abrede stellt und nachzuweisen sucht, dass das Zahnsystem des ersteren kein primitives Gepräge besitzt, sondern rückgebildet und von einem Dasyuriden mit $\frac{7}{7}$ Backenzähnen abzuleiten ist. Die größere Anzahl der Backenzähne bei Myrmecobius will nämlich Winge durch die Hypothese erklären, dass Milchzähne neben den permanenten Zähnen stehen geblieben sind.

Sowohl Thomas[2] als ich[3] konnten jedoch konstatiren, dass bei jugendlichen Exemplaren sowohl im Ober- als im Unterkiefer der dritte Backenzahn viel später fertig gebildet wird als die nächst stehenden Backenzähne. Da nun bekanntlich gerade der dritte Backenzahn bei den Beutelthieren einen Vorgänger hat, so spricht der Entwicklungsmodus auch bei Myrmecobius sehr zu Gunsten der Annahme, dass hier ebenfalls ein Vorgänger vorhanden gewesen, wenn auch bei meinen eben so wie bei Thomas' Exemplaren der letztere bereits verschwunden war. Aus meinen Untersuchungen über das Myrmecobius-Gebiss zog ich den Schluss, dass es, was die Form der Backenzähne betrifft, theilweise reducirt[4], dass aber die größere Anzahl etwas Primitives, von mesozoischen Säugethieren Ererbtes ist.

Vollständige Schnittserien habe ich von einem »Marsupium«-Jungen, den ich der Güte des Herrn Dr. Stirling in Adelaide verdanke, untersucht. Die Länge vom Scheitel zur hinteren Körperrundung beträgt 20 mm; nackt mit Ausnahme des Kopfes, welcher dünn behaart ist; Augenlieder geschlossen; Saugmund[5].

Unterkiefer. Mit Ausnahme des *Jd*1 und *M*2 (siehe unten) sind die Zähne weniger entwickelt als die entsprechenden bei einem Didelphys marsupialis von 25 mm Körperlänge, obgleich bei Vergleichung des Entwicklungsgrades besagter Individuen im Übrigen und ihrer Größe im Verhältnis zum erwachsenen Thiere, das vorliegende Myrmecobius-Junge jedenfalls viel weiter entwickelt, somit

[1] Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Foren. Kjöbenhavn 1882.

[2] Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 178. 1887.

[3] Verhandlungen des biologischen Vereins in Stockholm. Bd. III. 1891.

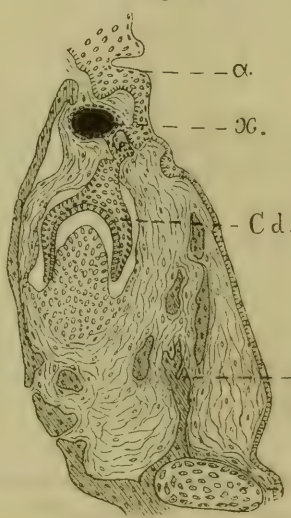
[4] Die früher von mir angenommene Typengemeinschaft der Backenzähne von Myrmecobius und Ornithorhynchus halte ich jetzt, nachdem Stewart neuerdings Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. 33) die intakten Zähne des letzteren kennen gelehrt hat, für unwahrscheinlich.

[5] Mit Rücksicht auf die von allen bisher untersuchten Säugethieren abweichenden Befunde, welche ich hier angetroffen habe, sind Ober- und Unterkiefer beider Seiten auf Frontalschnitten untersucht worden.

älter als besagtes Exemplar von Didelphys mars. ist. Nur *Jd*1 ist ausnehmend weit ausgebildet: er ist schon stark verkalkt und steht etwa auf derselben Entwicklungsstufe wie derselbe Zahn bei einem 46 mm langen Jungen von Didelphys mars.; dagegen sind bei keinem der anderen Zähne Hartgebilde vorhanden. *Cd*1, *Pd*1, *Pd*3 und *M*1 stehen auf dem glockenförmigen *Jd*2, *Jd*3 und *Pd*2 auf dem kappenförmigen und *M*2 auf dem knospenförmigen Stadium. Dass somit *Jd*1 weiter entwickelt als die Milchprämolaren und *M*1 sowie *Pd*1 weiter als *Pd*2 und *Jd*2 sind beachtenswerthe Ausnahmen von dem gewöhnlichen Verhalten.

Die Schmelzleiste, welche sich durch die ganze Kieferlänge ohne Unterbrechung zieht, steht im Allgemeinen nicht im Zusammenhange mit dem Mundhöhlenepithel, sondern hört nach der Oberfläche zu meist plötzlich abgestutzt auf, nicht spitz auslaufend wie sonst; ich komme im Folgenden auf dieses Verhalten zurück. Lingualwärts von *Jd*1 steht die hier besonders starke Schmelzleiste im breiten Zusammenhange mit besagtem Zahne, während bei eben so weit entwickelten Zähnen bei Didelphys der Schmelzkeim sich viel vollständiger von der Schmelzleiste emancipirt hat. Lingualwärts von *Jd*1 ist auch das tiefe freie Ende der Schmelzleiste knospenförmig angeschwollen. Auch neben *Pd*3 hat sich das tiefe Ende der Schmelzleiste deutlich vom Schmelzkeim emancipirt, ohne aber eine Knospe zu bilden. Bei *M*1 verhält sich die Schmelzleiste mit ihrem freien Ende ganz so wie bei den Molaren auf dem entsprechenden Entwicklungsstadium, bei z. B. Erinaceus (vgl. in meinem früheren Aufsatze l. c. Fig. 10).

Fig. 1[1].

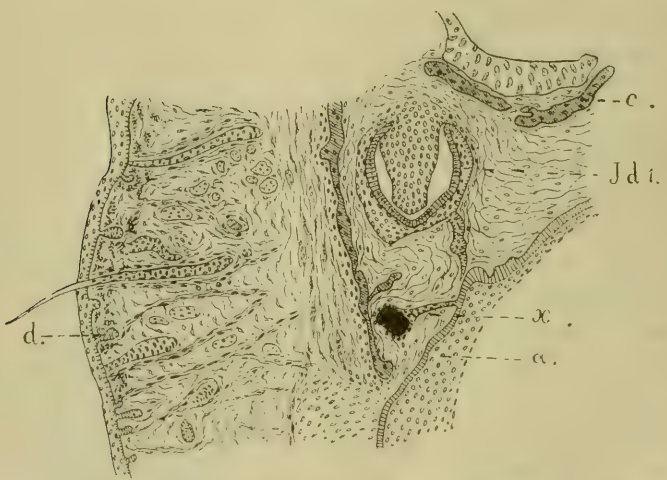


Myrmecobius; Beuteljunges (Körperlänge 20 mm). Unterkiefer mit dem Schmelzkeim des *Cd*. *x* labialwärts gelegene Dentinscherbe und Epithelleiste. *a* Mundhöhlenepithel. *b* Meckel'scher Knorpel. *c* Knochengewebe.

[1] Diese Figur wie alle die folgenden stellen Frontalschnitte dar, sind mit der Camera lucida entworfen, nicht schematisirt oder, falls nicht ausdrücklich bemerkt, kombinirt. Alle Figuren sind so orientirt, dass die rechte Seite vom Leser der lingualen Fläche, die linke der labialen entspricht.

Das größte Interesse knüpft sich jedoch an folgende Befunde. Von der kurzen Schmelzleiste des *Jd*2 geht *labial*wärts unter fast rechtem Winkel ein kurzer Epithelstrang ab, dessen Ende eine mit unregelmäßigen, schwach gezackten Rändern versehene Dentinscherbe umschließt. Ganz dasselbe wiederholt sich bei *Jd*3. Bei *Cd* hängt besagter lateraler Epithelstrang, an dessen Ende die hier etwas größere Dentinscherbe liegt, mit dem Mundepithel zusammen und mit diesem Epithelstrang steht wiederum die Schmelzleiste des *Cd* in Verbindung (Fig. 1). Während dieses Verhalten bei *Cd* nur auf der einen Seite vorhanden war, fand es sich bei *Jd*2 und 3 auf beiden Seiten. Die Deutung dieser Befunde werde ich unten geben.

Fig. 2.



Myrmecobius; Beuteljunges (Körperlänge 20 mm). Zwischenkiefer mit *Jd*1. *d* Haut der Oberlippe *x*, *a*, *b*, *c* wie bei Fig. 1.

Oberkiefer. Eben so wie im Unterkiefer ist auch hier nur *Jd*1 mit Hartgebilde versehen. *Cd*, *Pd*1, *Pd*3 und *M*1 stehen auf dem glockenförmigen, *Jd*2, *Jd*3 und *Pd*2 auf dem kappenförmigen und *Jd*4 auf dem knospenförmigen Stadium. Die Schmelzkeime des *Jd*2, *Jd*3 und *Jd*4 stehen im Zusammenhange mit der Schmelzleiste, welche nach der Oberfläche hin meist eben so abgestutzt wie im Unterkiefer endet. Nur neben *Pd*3 war das tiefe Ende der Schmelzleiste frei und schwach angeschwollen.

Labialwärts vom *Jd*1 der einen Seite geht direkt vom Mundhöhlenepithel, etwa winkelrecht gegen die Schmelzleiste des *Jd*1, ein Epithelstrang aus, welcher eben so wie im Unterkiefer eine Dentin-

scherbe trägt; denkt man sich die Schmelzleiste des *Jd*1, welche nicht mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängt, verlängert, so würde sie mit dem Anfange, d. h. dem oberflächlichsten Theile des erwähnten Epithelstranges zusammentreffen (Fig. 2). Auch beim vorderen Theile des *Jd*3 geht labialwärts von demselben ein kurzer Epithelstrang vom Mundhöhlenepithel aus, welcher jedoch mit keiner Dentinscherbe in Verbindung steht.

Wenden wir uns jetzt zu einer Beurtheilung der oben mitgetheilten Thatsachen, so ist zunächst zu konstatiren, dass die labialwärts von den Zahnanlagen (oberer *Jd*1 [*Jd*3], untere *Jd*2, *Jd*3 und *Cd* theilweise auf beiden Seiten) befindlichen Dentinscherben und die mit ihnen zusammenhängenden Epithelstränge jedenfalls 1) rudimentäre Zahnanlagen sind, deren ganzer Habitus beweist, dass sie niemals zur weiteren Ausbildung resp. Funktion gelangen und desshalb 2) als in regressiver Entwicklung begriffene Organe aufzufassen sind.

Sodann ist die Frage nach den Beziehungen dieser Gebilde zu den Anlagen der persistirenden Zähne zu erörtern. Wir können dann zuerst aus der Lage der rudimentären Zahnanlagen labialwärts von den persistirenden Zähnen mit vollkommener Sicherheit schließen, dass die erstgenannten älter sind, einer zeitigeren Zahngeneration als die letzteren angehören[1]. Bezüglich der näheren Bestimmung bieten sich zwei Möglichkeiten dar: entweder die fraglichen rudimentären Zähne stellen die erste (Milch-)Dentition dar, welche bis auf diese Reste verschwunden ist, während die zweite Dentition, welche die erste während der Phylogenese gänzlich ihrer Funktion enthoben und dieselbe verdrängt hat, durch die persistirenden Zähne dargestellt wird. Oder: die erwähnten rudimentären Zähne stellen Reste einer Dentition dar, welche der ersten Dentition vorangegangen ist, während die persistirenden Zähne der letzteren entsprechen.

Gegen die erste Alternative spricht nun zunächst der Umstand, dass dieselbe ohne jegliche Analogie bei den übrigen Beutelthieren ist. Und da gerade Myrmecobius in Bezug auf die Anzahl der Backenzähne die primitivste Form unter den lebenden Beutelthieren ist, würde, falls wir diese Alternative acceptiren wollten, das Myrmecobius-Gebiss durch das Vorkommen einer ganzen Reihe von

[1] Vergleiche die Erörterungen in meinem früheren Aufsatze (Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. pag. 528 u. f.).

Zähnen der zweiten Dentition zugleich höher als die übrigen Beutelthiere entwickelt sein — eine Annahme, welche wenigstens keine Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Wenden wir uns dann zur zweiten Alternative, so haben wir, da, wie erwähnt, das Gebiss des Myrmecobius durch die größere Anzahl seiner Backenzähne die primitivste Stellung unter den lebenden Beutelthieren einnimmt, auch schon a priori bei ihm eher als bei irgend einem anderen ursprünglichere, von niederen Wirbelthieren ererbte Zustände im Gebiss zu erwarten. Und da nun, wie ich früher nachgewiesen[1], auch bei einigen höheren Formen Spuren von Zähnen, welche der ersten Dentition vorangegangen, vorkommen, so steht der Umstand, dass eine solche untergegangene Dentition bei Myrmecobius vollständiger (d. h. dass sie aus wirklich verkalkten und in größerer Anzahl vorkommenden Zahnresten besteht) als bei irgend einem anderen Säugethiere erhalten ist, mit allen übrigen Thatsachen im besten Einklange. Diese Deutung der rudimentären Zähne wird ferner durch den Umstand gestützt, dass die erhaltenen Bilder in Bezug auf die Beziehungen der Schmelzleiste des rudimentären Zahns zur Leiste des persistirenden eben so sehr von den bei allen übrigen Säugethieren vorkommenden Befunden abweichen, wie sie an Zustände bei manchen Reptilien erinnern. Im Zusammenhange hiermit ist hervorzuheben, dass die beiden Schmelzleisten, d. h. diejenige des rudimentären und diejenige des persistirenden Zahnes in ihrem oberflächlichen Theile ursprünglich wohl zusammenhängen (vgl. Fig. 1—2); vielleicht steht die oben erwähnte, eigenthümlich abgestutzte Form der Leiste des persistirenden Zahnes hiermit im Zusammenhange[2]. Die kräftigste Stütze aber der hier vertretenen Auffassung ist das Vorkommen von Anfängen der Ersatzzähne lingualwärts von einigen persistirenden Zähnen ganz in der Weise, wie ich sie bei allen anderen von mir untersuchten Beutelthieren auf entsprechenden Stadien nachgewiesen habe — ein Befund, welcher natürlich die Homologie der persistirenden Zähne bei Myrmecobius mit denjenigen bei den übrigen Beutelthieren auf das Unzweideutigste bekundet.

Aus den vorliegenden Thatsachen geht somit hervor, dass beim jugendlichen Myrmecobius Reste eines von niederen Wirbelthieren ererbten Gebisses, welches den

[1] Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. pag. 534.

[2] Ob auf früheren Stadien auch labialwärts von anderen als den oben erwähnten Zähnen solche Rudimente vorkommen, muss ich wegen Mangel an Material dahingestellt sein lassen.

persistirenden, der ersten Dentition der placentalen Säugethiere entsprechenden Zähnen vorangegangen ist, vorhanden sind.

Durch den Nachweis einer dem »Milchgebiss« vorangehenden Dentition wird die von Röse[1] ausgesprochene Auffassung: »Die Zahnleiste der Säugethiere vor der Bildung der Milchzähne muss aufgefasst werden als ein Gebilde, welches in nuce eine ganze Reihe verloren gegangener Zahnreihen umfasst«, wenn auch nicht völlig aufgehoben, so doch wesentlich abgeschwächt.

Indem ich in Bezug auf das Verhalten und die Deutung der Ersatzzahnanlagen bei den Beutelthieren auf meine früheren Ausführungen verweise[2], knüpft sich an die Frage nach dem Verbleiben des *Pm* 3, wie bekannt der einzig ausgebildete Repräsentant der zweiten Dentition bei den Beutelthieren, ein besonderes Interesse.

Wie wir gesehen, kommt bei Myrmecobius lingualwärts von mehreren persistirenden Zähnen, welche das glockenförmige Schmelzkeimstadium erreicht haben (darunter *Pd* 3)[3], eben so wie bei den übrigen untersuchten Beutelthieren, ein freies Schmelzleistenende vor, das bei den am meisten ausgebildeten (unterer *Jd* 1 und oberer *Pd* 3) eine knospenartige Anschwellung zeigt. Ferner haben, wie erwähnt, sowohl Thomas als ich schon früher nachgewiesen, dass bei älteren Exemplaren die Entwicklungsart des dritten Backenzahnes bekundet, dass derselbe ein Ersatzzahn ist, welcher einen Vorgänger gehabt haben muss.

Um hierüber nähere Aufschlüsse zu erhalten, habe ich die betreffende Stelle eines Unterkiefers dieses älteren Stadiums (Länge von der Schnauze zur Schwanzwurzel 111 mm) auf Frontalschnitten untersucht. Das Ergebnis ist, dass ich wohl eine gut erhaltene Schmelzleiste, welche mit dem noch ziemlich schwach verkalkten Zahn zusammenhängt, aber keine Spur eines Vorgängers gefunden habe. Dieser Befund könnte nun bei oberflächlicher Musterung als für Winge's Hypothese günstig erscheinen. Winge nimmt nämlich an, dass theils in Folge der geringen Größe der Zähne, theils in Folge der

[1] Röse, Über die Zahnentwicklung der Reptilien (Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. 1892) und Zur Phylogenie des Säugethiergebisses Biolog. Centralblatt. Bd. XII. Nr. 20, 21. 1. November 1892).

[2] Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. pag. 525—526.

[3] Ob bei denjenigen glockenförmigen Schmelzkeimen, an denen kein freies Schmelzleistenende beobachtet worden, dieses erst später auftritt, oder ob die Schmelzleiste ganz in den Schmelzkeim eingeht, vermag ich aus Mangel an nächst älteren Stadien nicht zu entscheiden.

Länge der Kiefer die meisten Zähne so weit von einander gerückt sind, dass im Oberkiefer der dritte Backenzahn Platz bekommt vor seinem Vorgänger durchzubrechen, ohne denselben zu verdrängen; der »Milchzahn« *Pd*3 existirt noch im persistirenden Gebiss als der kleine vierte Backenzahn. Ähnlich deutet Winge die Verhältnisse im Unterkiefer.

Nun geht aber aus der obigen Untersuchung hervor,

1) dass der dritte Backenzahn beim untersuchten Beuteljungen ganz entschieden derselben Zahnreihe angehört wie die übrigen, somit ein *Pd*3 ist;

2) dass der dritte Backenzahn bei älteren Thieren dagegen nicht derselbe Zahn wie beim jüngeren Individuum, sondern ein Ersatzzahn, somit ein *Pm*3 sein muss, da sonst sein bedeutend späteres Hervortreten unerklärbar wäre;

3) dass der vierte Zahn, wenigstens im Unterkiefer, ein wirklicher Molar und kein Milchzahn ist, wie aus dem Verhalten der Schmelzleiste erhellt[1], was um so bemerkenswerther ist, als er in jeder Richtung kleiner als sowohl Milch-Prämolaren als übrige Molaren ist[2].

Außerdem wäre doch zu erwarten, dass, falls der vierte Zahn ein »Milchzahn« wäre, derselbe auf jedem Stadium weiter entwickelt wäre als der entsprechende Ersatzzahn (der dritte Backenzahn nach Winge), was aber, wie wir gesehen, nicht der Fall ist.

Winge's Hypothese erhält somit durch die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen keine Stütze. Diese berechtigen vielmehr zu der Annahme, dass auch bei Myrmecobius ein Ersatz des *Pd*3 durch einen *P*3 stattfindet, wenn auch erstgenannter eben so wie bei einigen anderen Beutelthieren (Thylacinus[3] und einigen Phascologale-Arten[4]) in seiner Ausbildung wahrscheinlich stark reducirt ist und früh schwindet. Zur Bekräftigung dieser Annahme wäre allerdings die Untersuchung eines Zwischenstadiums, das mir nicht zu Gebote steht, sehr wünschenswerth.

---

[1] Wie ich schon früher (Verhandl. des Biol. Vereins in Stockholm. Bd. III. 1891, gezeigt, ist der verkümmerte Habitus des vierten oberen und unteren Backenzahnes hauptsächlich erst während der individuellen Entwicklung erworben worden.

[2] Vergleiche bezüglich des Verhaltens der Schmelzleiste bei reducirten Molaren die nachfolgenden Ausführungen bei Desmodus (pag. 125).

[3] Flower, Philos. Transact. Roy. Soc. Vol. 157. 1867.

[4] Thomas, ibid. Vol. 178. 1887.

Während der Drucklegung meines vorigen Aufsatzes in diesem Jahrbuche hat Röse eine Arbeit »Über die Zahnentwicklung der Beutelthiere«[1] veröffentlicht. Röse, dem Selenka sein gesammtes reiches Material an Embryonen der Gattung Didelphys überlassen und welchem außerdem »Föten« (soll wohl sein Beuteljunge) von Perameles, Belideus, Phalangista und Macropus zu Gebote standen, hat theils mit Schnittserien und nach diesen angefertigten Modellen, theils mit makroskopischen Präparaten gearbeitet. In der Hauptsache, dass die überwiegende Mehrzahl der Zähne den Milchzähnen der Placentalier entsprechen, ist Röse zu demselben Resultate wie Kükenthal und ich gelangt. Die durch das Verkennen des *Pd* 3 — Röse deutet nämlich, wie seine Figuren beweisen, den *Pd* 3 als *M* 1 — entstandenen irrigen Schlussfolgerungen (pag. 704) wird derselbe nach brieflicher Mittheilung in einem später zu publicirenden Aufsatze voraussichtlich selbst berichtigen. Dieser Irrthum scheint theils dadurch entstanden zu sein, dass dem Verfasser ältere Thiere zur mikroskopischen Untersuchung nicht vorlagen, und dass derselbe die von Flower[2] gegebenen Abbildungen nicht zur Hand gehabt hat, theils wohl auch dadurch, dass Perameles und Didelphys so außerordentlich verschieden große Wechselzähne besitzen.

Chiroptera.

Schon 1876 wies ich nach[3], dass, während bei der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Säugethiere der allgemeine Charakter der »Milchzähne« bei den Ersatzzähnen wiederkehrt, dies bei den Chiropteren nicht der Fall ist. Das persistirende Gebiss ist nämlich bei den letzteren ausgeprägt heterodont, während das »Milchgebiss« sich dem homodonten Stadium nähert. In Bezug auf die Bedeutung dieser Milchzähne verweise ich auf meine frühere Mittheilung in diesem Jahrbuche (Bd. XIX. 1892. pag. 529 Note 1).

In Folge sowohl der geringen Ausbildung, welche die Milchzähne erreichen, als auch der zeitigen Entwicklung der zweiten Dentition gewinnt man Bilder, welche zum Theil in besonders lehrreicher

---

[1] Anatomischer Anzeiger. VII. Jahrg. 1892. Nr. 19—20.

[2] Philos. Transactions. 1867. Pl. 30.

[3] Leche, Studier öfver mjilkdentitionen och tändernas homologier hos Chiroptera in Lunds Universitets Årsskrift. Bd. XII. 1875; im Auszuge mitgetheilt im Archiv für Naturgeschichte. 1877. Bd. I. — Zur Kenntnis des Milchgebisses und der Zahnhomologien bei Chiroptera. II. Theil, in Lunds Univ. Årsskr. Bd. XIV. 1877—1878.

Weise über die Beziehungen zwischen erster und zweiter Dentition Aufschluss geben.

Auf Schnittserien ist die Zahnentwicklung innerhalb dieser Ordnung bisher nur von Schwink[1], und zwar bei einer nicht näher bestimmten Art untersucht worden. Schwink beschreibt die allgemeinen Beziehungen zwischen Zähnen erster und zweiter Dentition, ohne auf mehr specielle Fragen einzugehen. Er bekräftigt die bereits von Rousseau[2] und mir (l. c.) gemachte Beobachtung, dass die Zähne der zweiten Dentition besonders früh gebildet werden. Ferner bemerkt Schwink: »Man kann das Schmelzorgan des bleibenden Zahnes desshalb nicht auf demselben Frontalschnitt erwarten mit dem des Milchzahnes, weil es nicht einfach in gerader Richtung nach innen vom letzteren sich anlegt, sondern nach innen und vorn.« Ich will hier gleich bemerken, dass dies, wie ich schon früher gezeigt habe, allerdings für ältere Embryonen und für junge Thiere mit Milchgebiss gilt; dagegen lehrt schon ein Blick auf die hier von mir mitgetheilten Abbildungen, welche gerade Frontalschnitten entnommen sind, dass dieser Ausspruch durchaus nicht für die zeitigeren Entwicklungsstufen zutreffend ist.

Ich habe Schnittserien vom Unter- und Oberkiefer folgender Arten untersucht:

Phyllostoma hastatum:	2	Embryonalstadien,
Desmodus rufus:	3	-
Vesperugo serotinus:	1	Embryonalstadium,
Cynonycteris aegyptiaca:	1	-

Phyllostoma hastatum.

Milchgebiss: $Jd\frac{2}{2}$, $Cd\frac{1}{1}$, $Pd\frac{3}{2}$.

Bleibendes Gebiss: $J\frac{2}{2}$, $C\frac{1}{1}$, $Pm\frac{2}{2}\left(\frac{2+3}{1+3}\right)^3$, $M\frac{3}{3}$.

Stadium A. Länge vom Scheitel zur Schwanzwurzel 29 mm.
- B. - - - - - 44 -

[1] Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. 1888.

[2] Mémoire zoologique et anatomique sur la Chauve-Souris commune. 1838.

[3] Bezüglich der Homologisirung der Prämolaren bei dieser und den folgenden Arten verweise ich auf meine früheren citirten Arbeiten in Lunds Universitets Årsskrift.

Ich verdanke die besonders gut konservirten Embryonen Herrn Baron v. Klinckowström, welcher dieselben aus Surinam mitgebracht hat.

Stadium A.

Zunächst hebe ich die außerordentlich zeitige Ausbildung sämmtlicher Zähne beider Dentitionen hervor. Obgleich bei seiner Geburt das Thier fast doppelt so groß als der vorliegende Embryo ist, ist bei dem letzteren das Gebiss nichtsdestoweniger so weit entwickelt, dass an den Milchzähnen die Schmelzpulpa entweder schon stark reducirt oder schon gänzlich verschwunden ist, und bei mehreren bleibenden Zähnen bereits Hartgebilde entwickelt sind.

Die Schmelzleiste ist in beiden Kiefern sehr dick, geht kontinuirlich durch die ganze Kieferlänge und hat stellenweise noch ihren Zusammenhang mit dem Mundepithel bewahrt.

Unterkiefer. Von den Milchzähnen haben sich alle Hartgebilde entwickelt, aber nur bei *Cd* ist die Schmelzpulpa schon verschwunden; von den bleibenden Zähnen stehen *J*1, *J*2 auf der Grenze zwischen knospen- und kappenförmigen, *M*3 auf dem kappenförmigen, *Pm*1, *Pm*3, *M*2 auf dem glockenförmigen ohne, *C* und *M*1 mit Hartgebilden.

Neben *C* wird durch Abschnürung ein freies, aber nicht angeschwollenes Ende der Schmelzleiste frei. Lehrreich ist das Verhalten des glockenförmigen Schmelzkeimes für *Pm*3 zu dem entsprechenden Milchzahn (*Pd*2), indem die Schmelzleiste über dem ersteren noch eine schwache Verbindungsleiste mit dem äußeren Schmelzepithel des letzteren bewahrt hat. Über *M*1 und 2 verhält sich die Schmelzleiste wie bei den Molaren der entsprechenden Entwicklungsstadien bei Erinaceus (s. Fig. 4—6 im Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX), d. h. die oberflächlich von der Zahnanlage gelegene Schmelzleiste hat ein gut abgesetztes freies und schwach angeschwollenes Ende. In dem auf dem kappenförmigen Stadium stehenden Schmelzkeim des *M*3, welcher sich wie gewöhnlich oberflächlich von *M*2 anlegt, geht die Schmelzleiste fast völlig in ihrer gesammten Vertikalausdehnung ein.

Oberkiefer. Auch hier haben die Milchzähne schon Hartgebilde abgesetzt, und die Schmelzpulpa ist bei *Jd*1 und *Cd* verschwunden. Nur die winzige Anlage des *Pd*1 steht noch auf dem napfförmigen Stadium und liegt oberflächlich von den Wurzeln des *Cd* und *C*, von diesen durch Knochengewebe getrennt; bezüglich des *Pd*1 vergleiche

die Ausführungen beim nächsten Stadium. Von den bleibenden Zähnen stehen $J1$, 2 und $Pm2$ auf dem kappenförmigen, $Pm2$ und $M2$ auf dem glockenförmigen Stadium; C und $M1$ haben Hartgebilde abgesetzt. Eben so wie im Unterkiefer ist auch hier neben C ein freies, deutlich angeschwollenes Schmelzleistenende vorhanden. Die Schmelzleiste oberflächlich von den Molaren verhält sich wie im Unterkiefer.

Stadium B.

Wie schon die Untersuchung des vorigen Stadiums erwarten ließ, ist die Ausbildung der Milchzähne so weit fortgeschritten, dass die Mehrzahl derselben fast völlig ausgebildet ist.

Unterkiefer. Nur $J1$ und 2 zeigen noch keine Verkalkung, die übrig bleibenden Zähne sind theilweise verkalkt, aber noch mit Schmelzpulpa versehen.

$Pm3$ steht im vorderen Theile noch im Zusammenhang mit der reich verzweigten Schmelzleiste, welche mit einem freien knospenförmigen Ende versehen ist. Lehrreich ist die Veränderung der relativen Lageverhältnisse zwischen Schmelzleiste und $M1$, indem erstere je weiter nach hinten immer mehr dorsalwärts im Verhältnis zur Zahnanlage zu liegen kommt. Im hinteren Theile des $M1$ steht sie noch in schwacher Verbindung mit $M1$ und ist ihr tiefes Ende zu einer knospenförmigen Anschwellung ausgebildet. Über $M2$ nimmt die Schmelzleiste in der ganzen Länge des Zahnes dieselbe Lage ein wie im mittleren und hinteren Theile des $M1$, nämlich oberflächlich von $M2$; im hinteren Theile steht sie in Verbindung mit $M2$ und ist im oberflächlichen Theile zu einer Epithelperle entartet, während ihr tiefes Ende auch hier deutlich knospenförmig angeschwollen ist.

Oberkiefer. $J2$ ist kappenförmig; bei allen übrigen Ersatzzähnen ist die Verkalkung schon eingetreten, wenn auch ihr Schmelzkeim noch mit der stark durchlöcherten Schmelzleiste in Verbindung steht. Die Schmelzleiste ist neben $Pm3$ an ihrem tiefen Ende mit einer deutlichen knospenförmigen Anschwellung versehen, wodurch also die Möglichkeit einer dritten Dentition gegeben ist[1]. Der winzige $Pd1$ liegt oberflächlich von der Basis des C und vor $Pm2$; er ist viel kleiner als irgend einer der anderen Milchzähne, hat aber dieselbe Entwicklungsstufe wie diese erreicht.

[1] Vergleiche die Ausführungen in meinem früheren Aufsatze (Morpholog. Jahrb. Bd. XIX. pag. 533).

Wir finden somit, dass die vorliegende Art einen winzigen oberen *Pd*1 vor den beiden, bei der Mehrzahl der Chiroptera angetroffenen Milchbackenzähnen besitzt. Da nun auch bei den anderen darauf hin untersuchten Embryonen von Phyllostomatinen — mit Ausschluss der ferner stehenden, eigenartigen Stenodermata und Desmodi (über letztere siehe im Folgenden) —, nämlich Carollia brevicauda und Glossophaga soricina drei in entsprechender Lage befindliche obere Milchbackenzähne vorhanden sind[1], darf man annehmen, dass der Besitz von drei oberen Milchbackenzähnen auch für die anderen Vampyri und Glossophagae charakteristisch ist.

Für meinen früher versuchten Nachweis, dass Milchzähne und Molaren zu derselben Dentition gehören[2], scheint nun allerdings die bei den Chiroptera obwaltende Verschiedenheit — hier in einer Weise ausgeprägt wie bei kaum einem anderen Säugethiere — zwischen Molaren und Milchbackenzähnen wenig günstig zu sein. Aber ganz abgesehen davon, dass bei verschiedener Funktion der Reduktionsprocess die vorderen Zähne angreifen kann, ohne dass die hinteren Zähne in irgend welcher Art alterirt zu werden brauchen, widerspricht das Verhalten während der Entwicklung selbst bei Chiroptera durchaus nicht der von mir ausgesprochenen Auffassung. Beim Stadium A verhält sich *M*1, welcher ja bei der Vergleichung mit *Pd* zunächst in Betracht kommt, sowohl im Ober- als Unterkiefer zur Schmelzleiste in ganz derselben charakteristischen Art wie *M*1 bei Erinaceus, Marsupialia etc., so dass die Homologie dieser Zähne bei Phyllostoma und den übrigen embryologisch untersuchten Säugethieren auch entwicklungsgeschichtlich in keiner Weise beanstandet werden kann. Was somit vom *M*1 anderer Säugethiere gilt, muss also auch für *M*1 bei Phyllostoma und jedenfalls auch bei anderen Microchiroptera

---

[1] Vergleiche Leche, Lunds Universitets Årsskrift. Bd. XIV. pag. 7—12. Ich habe mich nämlich durch nachträgliche Untersuchung des fraglichen Exemplars von Carollia brevicauda davon überzeugt, dass der früher von mir als oberer *Pm*1 gedeutete und auf Taf. I Fig. 2 *d* und *e* abgebildete Zahn wirklich ein *Pd*1 ist. Damit kommen auch die Schlusssätze, welche sich auf meine frühere Deutung stützen (l. c. pag. 9 und Note 2), in Wegfall. — Dr. Winge hat die Liebenswürdigkeit gehabt, mir ein jugendliches Exemplar derselben Art zur Untersuchung zu übersenden; auch bei diesem fand sich der fragliche winzige *Pd*1 im Oberkiefer. Dagegen beruht Winge's Angabe (Jordfundne och un levende Flagermus (Chiroptera) fra Lagoasanta. 1892. pag. 57), dass bei diesem Exemplare auch ein oberer *Pm*1 (nach Winge's Bezeichnung *P*2) vorkommt, nach gefälliger brieflicher Mittheilung auf einem Irrthum.

[2] Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. pag. 531.

Gültigkeit haben. Wohl vornehmlich in Folge seiner bedeutenderen Größe ist $M1$ auf dem Stadium A von Phyllostoma nicht nur von allen persistirenden Zähnen am weitesten ausgebildet, sondern giebt auch dem $Pd2$ nur wenig an Reife nach. Auf dem älteren Stadium dagegen ist der Unterschied in der Ausbildung zwischen $Pd2$ und $M1$ bedeutend, während derselbe zwischen $Pm1$ und $M1$ fast ausgeglichen ist.

Desmodus rufus.

Bleibendes Gebiss: $J\frac{1}{2}\ C\frac{1}{1}\ \dot{P}m\frac{2\,(2+3)}{2\,(1+3)}\ M\frac{0}{1}$ [1]

Stadium A. Embryo: Länge vom Scheitel zur Schwanzwurzel 15 mm.
- B. - - - - - - 24 -
- C. - - - - - - 31 -

Stadium A.

Sowohl im Unter- als Oberkiefer existirt eine kontinuirliche, dicke Schmelzleiste im Zusammenhange mit dem Mundhöhlenepithel. Folgende Milchzähne sind angelegt:

$$Jd\frac{2}{2}\ C\frac{1}{1}\ Pd\frac{2}{2}.$$

Alle stehen auf dem kappenförmigen Stadium mit Ausnahme der $Pd2$, welche noch knospenförmig sind. Diese Befunde bringen somit Desmodus, dessen persistirendes Gebiss scharf von den übrigen Chiroptera abweicht, was die Anzahl der Milchzähne betrifft, in völlige Übereinstimmung mit den nächstverwandten Stenodermata [2].

Bemerkenswerth erscheint eine kurze, aber dicke Epithelleiste, welche unmittelbar lingualwärts vom oberen knospenförmigen $Pd2$ vom Mundhöhlenepithel abgeht, nach hinten weiter vom $Pd2$ abrückend. In Anbetracht ihrer Lage sowie ihrer Beziehung zum $Pd2$ kann besagte Epithelleiste nicht anders als eine Abspaltung von der Schmelzleiste gedeutet werden. Da aber bekanntlich die Zähne sich noch nicht auf dem knospenförmigen Stadium von der Schmelzleiste

[1] Vergleiche meine Arbeit in Lunds Universitets Årsskrift. Bd. XII. pag. 43.

[2] Vergleiche Leche in Lunds Univ. Årsskrift. Bd. XII. pag. 42—43 und ibid. Bd. XIV. pag. 31 Note 2.

abschnüren, liegt hier eine eigenartige Bildung vor, welche vielleicht dem Verhalten der Schmelzleiste bei den niederen Wirbelthieren gleichzustellen ist.

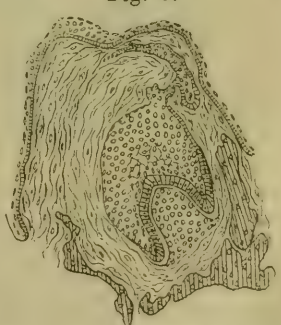
Stadium B.

Bezüglich dieses Stadiums sei hier nur erwähnt, dass sämmtliche Zähne des persistirenden Gebisses als kappen- oder glockenförmige Schmelzkeime bereits angelegt sind, und dass die Milchzähne sämmtlich verkalkt sind, wobei jedoch zu bemerken ist, dass der im vorigen Stadium vorhandene Schmelzkeim des *Pd*1 hier sowohl oben als unten fehlt, ohne zu erkennende Spuren hinterlassen zu haben. Der labialwärts vom *Pm*3 befindliche *Pd*2 ist gut verkalkt. Da *Pd*1 sowohl auf dem folgenden Stadium als auch bei einem von mir untersuchten Jungen von Desmodus fehlt, während *Pd*2 bei den betreffenden Exemplaren vorhanden ist, weicht Desmodus somit von den übrigen Chiroptera dadurch ab, dass bei ihm der vorderste *Pd* wohl angelegt aber nicht ausgebildet wird.

Stadium C.

Die Milchzähne sind fast vollständig ausgebildet; auch hier fehlt, wie erwähnt, *Pd*1 vollständig, während der verkalkte *Pd*2 neben *Pm*3 gut ausgebildet ist. Von dem persistirenden Gebiss haben im Unterkiefer *J* das Stadium mit glockenförmigem Schmelzkeim erreicht und bei *C*, *Pm*1, 2 und *M*1 ist bereits eine schwache Verkalkung vorhanden; im Oberkiefer ist der große *J* stark verkalkt, *C* und *Pm* etwas weniger. Die Schmelzleiste ist nur stellenweise durch Knochengewebe unterbrochen; über den Schmelzkeimen der persistirenden Zähne ist hier und da noch Zusammenhang zwischen Schmelzleiste und Mundhöhlenepithel vorhandeu. Fast in noch höherem Grade als bei Phoca (vgl. unten pag. 129) tritt lingualwärts von den Prämolaren und dem Molaren das mehr oder weniger deutlich angeschwollene Ende der Schmelzleiste frei hervor (Fig. 3). Wie die Abbildung zeigt, erhält man hier von einem Zahne der zweiten Dentition völlig dieselben Bilder, wie

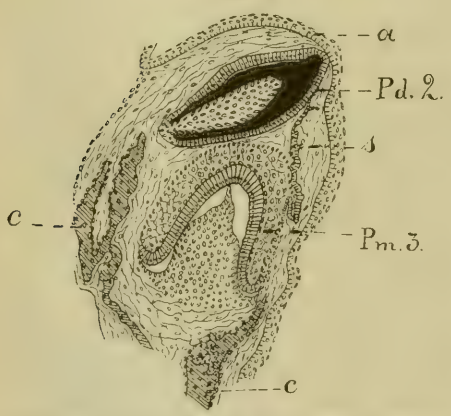
Fig. 3.



Desmodus, Embryo, 31 mm lang. Glockenförmiger Schmelzkeim des unteren *Pm*1 mit fast abgeschnürter Schmelzleiste.

sie sonst nur die Milchzähne geben. Durch die größere Selbständigkeit der Schmelzleiste, resp. die vollständigere Abschnürung des Schmelzkeims von derselben und das Vorhandensein des angeschwollenen Schmelzleistenendes neben den Prämolaren ist hier und bei Phoca offenbar eine besonders große Prädisposition (Möglichkeit) für das Zustandekommen einer dritten Dentition gegeben. Ob dieser für das Auftreten einer solchen Dentition günstige Umstand ausschließlich auf die größere Schmalheit der betreffenden Zähne bei Phoca und Desmodus zurückzuführen ist, will ich vor der Hand unentschieden lassen. Doch muss bemerkt werden, dass auch bei dem oberen *J*, welcher ja eine für einen *J* gewaltige Größe erreicht, ein deutlich angeschwollenes und stark hervortretendes freies Schmelzleistenende vorhanden ist. Dass die Schmelzleiste bei Desmodus zum einzigen Molaren sich nicht ganz so wie sonst bei Molaren verhält — vgl. z. B. Erinaceus (Morph. Jahrb. Bd. XIX pag. 510, Fig. 4—6) —, sondern eher wie bei Prämolaren der Fall ist, beruht dagegen jedenfalls zunächst auf der geringen Breite dieses Zahnes verglichen mit den bei Molaren gewöhnlichen Dimensionen. Bei einigen Zähnen, wie bei *J* im Oberkiefer und *Pm* 2 im Unterkiefer steht die Schmelzleiste in Verbindung nicht nur mit dem Ersatzzahne sondern auch noch mit dem theilweise erhaltenen äußeren Schmelzepithel des Milchzahnes — natürlich Dank der hier ausnehmend geringen Größe des letzteren —, und wir erhalten somit Bilder, welche das Verhalten der beiden Dentitionen zur Schmelzleiste in besonders lehrreicher Weise demonstriren (Fig. 4).

Fig. 4.



Desmodus, Embryo, 31 mm lang. ¦ Unterer *Pd* 2 und *Pm* 3. *s* Schmelzleiste. *c*, *a* wie vorher.

Vesperugo serotinus.

Embryo; Länge vom Scheitel zur Schwanzwurzel 20 mm.

Die Zahnentwicklung ist bei dem vorliegenden Embryo weiter vorgeschritten als bei den vorher beschriebenen Exemplaren: nicht nur dass die persistirenden Zähne mit Ausnahme des *M*3 stark verkalkt sind, es haben schon mehrere Milchzähne mit ihren Spitzen das Zahnfleisch durchbrochen. Um so auffallender ist die stattliche Entwicklung der Schmelzleiste: zunächst geht die Schmelzleiste noch kontinuirlich durch die ganze Kieferlänge (Unterkiefer), was auf entsprechendem Stadium bei keinem anderen von mir untersuchten Thiere der Fall ist; ferner steht dieselbe, obgleich der Zusammenhang zwischen ihr und den weit entwickelten unteren *J* schon gelöst ist, neben diesen Zähnen nichtsdestoweniger noch in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel und ist sehr stark ausgebildet. Die starke Ausbildung behielt sie auch noch neben *C* bei, wenn auch der Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel hier aufgehoben ist; weiter nach hinten wird sie schwächer.

Der untersuchte Embryo von Cynonycteris aegyptiaca (Länge vom Scheitel zur Schwanzwurzel 25 mm) bot keine erwähnenswerthen Merkmale dar.

Phoca groenlandica.

Das Gebiss der Phocidae zeichnet sich durch eine Reihe von Eigenthümlichkeiten aus.

Zunächst hat seit geraumer Zeit die für ein heterodontes Säugethier völlig beispielslose Variabilität in der Anzahl der Backenzähne die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen, welche Variabilität sich sowohl im Fehlen einzelner Backenzähne als — und zwar häufiger — im Auftreten überzähliger solcher entweder innerhalb der Zahnreihe oder an deren Ende offenbart. So scheinen bei Halichoerus im Oberkiefer sechs Backenzähne eben so häufig wie fünf — bekanntlich die bei den übrigen Phocidae gewöhnliche Anzahl — vorzukommen[1]. Wir haben es hier somit offenbar mit Thierformen

[1] Vergleiche hierüber besonders Sahlertz, Om nogle Anomalier i Saelernes Tandsaet (Vidensk. Meddel. fra d. Naturhist. Forening i Kjöbenhavn. 1877) und Nehring, Über Gebiss und Skelet von Halichoerus grypus (Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde. Nr. 8. Jahrgang 1883).

zu thun, deren Gebiss noch kein festes Gepräge erhalten, sondern sich noch im Flusse der Entwicklung befindet.

Da, wie bekannt, bei Phocidae in der ersten Dentition regelmäßig drei Backenzähne, welche dem zweiten, dritten und vierten Backenzahn in der zweiten Dentition entsprechen, vorkommen, so gehören alle Phocidae zu denjenigen Säugethieren, bei denen der vorderste Backenzahn nicht gewechselt wird[1], betreffend welchem man somit im Zweifel sein kann, ob derselbe der ersten oder der zweiten Zahnung angehört. In Folge der Vorgänge des Zahnwechsels, so weit sie bisher erschlossen waren, hat man ferner allgemein angenommen, dass der hinterste Backenzahn (5. oder 5. und 6.) der einzige Molar der Phocidae sei.

Schließlich ist die schwache Ausbildung der Zähne der ersten Dentition, welche manchmal sogar vor der Geburt resorbirt wird, bemerkenswerth. Dieser Umstand ist jedenfalls mit der von mir schon früher[2] angenommenen Rückbildung des Zahnsystems der Phocidae als Ganzes in Beziehung zu bringen.

Da nun bei Thieren mit einem solchen Gebisse die Kenntnis der Entwicklungsvorgänge sowohl von allgemeinen Gesichtspunkten besonders instruktiv ist, als auch geeignet sein dürfte, die oben angedeuteten Eigenthümlichkeiten unserem Verständnisse näher zu bringen, und da außerdem die Zahnentwicklung der Phocidae auf mikroskopischen Schnittserien bisher nicht untersucht worden ist, so habe ich zunächst folgende Embryonen von Phoca groenlandica, welche ich der Liebenswürdigkeit der Herren P. Müller in Christianshaab (Grönland), Prof. Dr. Lütken und Dr. Winge in Kopenhagen verdanke, auf Schnitten untersucht:

Stadium A. Länge vom Scheitel zum After 113 mm. Haare nur über den Augen und an der Oberlippe.

- B. Länge vom Scheitel zum After 120 mm. Haare nur über den Augen und an der Oberlippe.
- C. Länge vom Scheitel zum After 195 mm. Kopf mit längeren Haaren.

In beiden Dentitionen gelangt dieselbe Anzahl Schneide- $\left(\frac{3}{2}\right)$

[1] Die gegentheilige Behauptung Tauber's (Naturhistorisk Tidskrift. Bd. X. 1876) hat bereits Sahlertz l. c. angezweifelt. Meine Untersuchungen (siehe unten) bekräftigen nur diese Zweifel.

[2] Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892. pag. 542.

und Eckzähne $\left(\frac{1}{1}\right)$ zur Verkalkung. Von den Backenzähnen verkalken in der Regel:

$$P\frac{\begin{matrix}1.\,2.\,3.\,4.\\ 2.\,3.\,4.\end{matrix}}{\begin{matrix}2.\,3.\,4.\\ 1.\,2.\,3.\,4.\end{matrix}}\quad M\frac{1}{1}^{1}$$

Stadium A.

Sämmtliche Milchzähne mit Ausnahme von *Pd*2 oben und unten haben bereits Hartgebilde entwickelt; *Cd* ist am meisten ausgebildet. Die Schmelzleiste ist vollständig erhalten. Je nach dem Entwicklungsgrade der betreffenden Milchzähne sind dieselben mehr oder weniger vollständig von der Schmelzleiste abgeschnürt und neben dem am meisten entwickelten Milchzahn (*Cd*) ist das Ende der Schmelzleiste zu einem knospenförmigen Schmelzkeim angeschwollen; auch neben *Pd*3 zeigt das Leistenende eine beginnende Anschwellung. Hinter *Cd* verkürzt sich (in vertikaler Richtung) die Schmelzleiste und schwillt zu dem oberflächlich gelegenen knospenförmigen Schmelzkeim des *Pm*1 an. *M*1 ist im Unterkiefer nur durch eine schwache Anschwellung, im Oberkiefer dagegen durch einen kappenförmigen Schmelzkeim repräsentirt. Im größeren Theile ihres Verlaufes ist die Schmelzleiste hier eben so wie im nächsten Stadium mit Lateralsprossen und -leisten in wechselnder Anzahl und Ausbildung versehen. Auch oberflächlich von mehreren Zahnanlagen kommen diese Gebilde vor. Die labialwärts gerichtete, frei endende Leiste, welche sowohl hier als im folgenden Stadium oberflächlich von *Pm*1 und *Pd*2 vorkommt (Fig. 6, 7, 10), ist wohl als der gebogene oder umgeknickte oberflächliche Theil der Schmelzleiste aufzufassen.

Stadium B.

Alle Milchzähne sind, wenn auch in etwas verschiedener Ausdehnung, bereits verkalkt. So ist z. B. *Cd* am weitesten und *Pd*2 am wenigsten ausgebildet; es ist also dasselbe Ausbildungstempo wie im vorigen Stadium beibehalten. Auch hier hat sich die Schmelz-

[1] Ich bediene mich hier der praktischen, von Winge eingeführten Schreibweise der Zahnformel, in welcher die Beziehungen der Milchzähne (klein gedruckt) zu den Ersatzzähnen (größerer Druck) klar hervortreten.

Fig. 5.

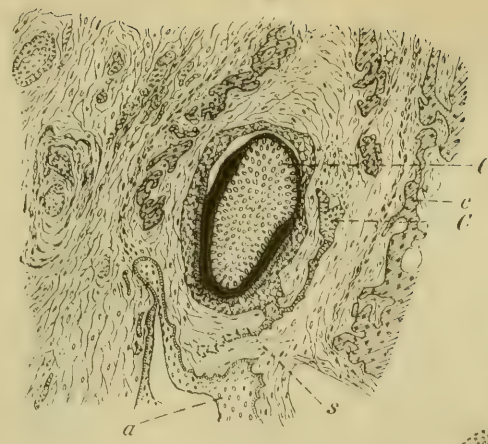


Fig. 6.

Fig. 7.

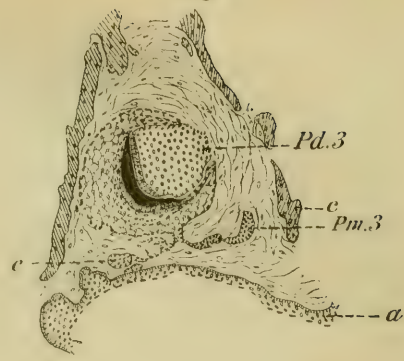


Fig. 8.

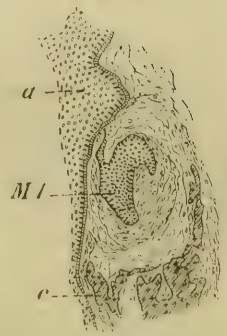


Fig. 9.

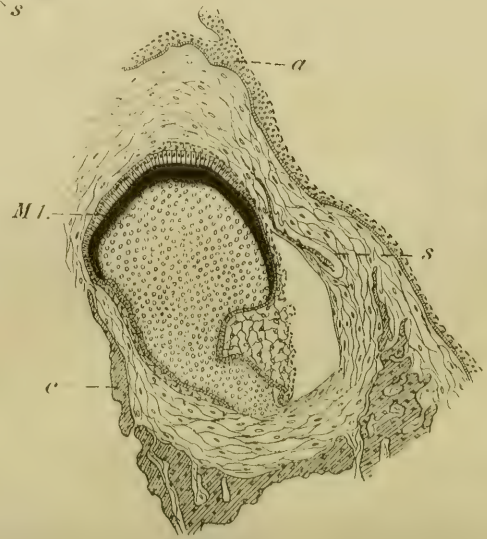


Fig. 10.

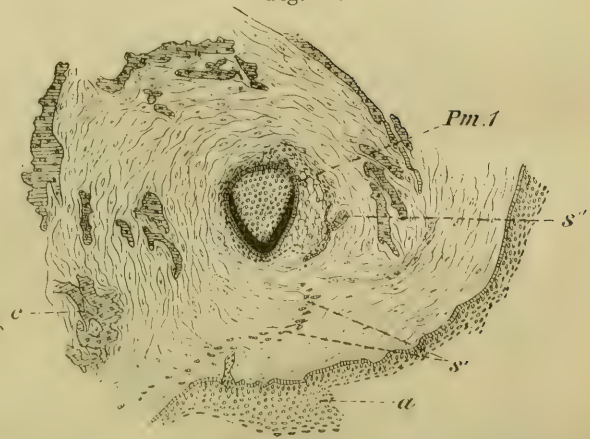


Fig. 11.

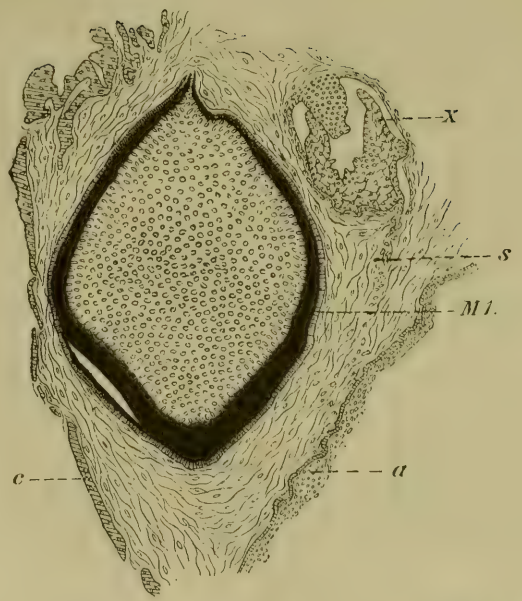
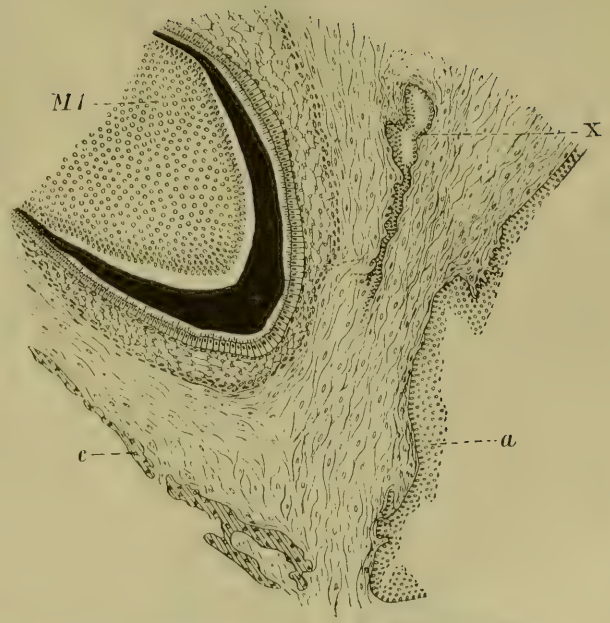


Fig. 12.



Phoca groenlandica. Für alle Figuren gemeinsame Bezeichnungen: *a* Mundhöhlenepithel. *c* Knochengewebe. *s* Schmelzleiste.

Fig. 5. Embryo von 120 mm Länge. Oberer *Cd* und *C*.
Fig. 6. Derselbe Embryo. Oberer *Pm* 1.
Fig. 7. Derselbe Embryo. *Pd* 3 und *Pm* 3.
Fig. 8. Derselbe Embryo. Unterer »*M* 1«.
Fig. 9. Embryo von 195 mm Länge. Unterer »*M* 1«.
Fig. 10. Embryo von 195 mm Länge. Oberer *Pm* 1; *s'* oberflächliche Reste der Schmelzleiste. *s''* freies Ende der Schmelzleiste.
Fig. 11. Derselbe Embryo. Oberer »*M* 1« und sein Ersatzzahn (*x*). *s'* Reste der Schmelzleiste.
Fig. 12. Embryo von 290 mm Länge. Oberer »*M* 1« und sein Ersatzzahn.

leiste noch kontinuirlich erhalten und steht auch noch im Zusammenhange mit den Milchzähnen. Neben *Cd* (Fig. 5) trägt die Schmelzleiste den Schmelzkeim des *C*, welcher auf dem Übergange vom kappen- zum glockenförmigen Stadium steht. Der oberflächlich gelegene Schmelzkeim des *Pm* 1 ist etwa eben so weit entwickelt (Fig. 6). Neben allen Milchbackenzähnen hat sich am tiefen Ende der Schmelzleiste der knospenförmige Schmelzkeim der entsprechenden Prämolaren angelegt; nur neben dem oberen *Pd* 2 ist noch keine Anlage eines Ersatzzahnes vorhanden. Die Schmelzleiste hängt neben dem oberen *Pd* 3 mit einem Epithelcylinder zusammen, welcher sich vom Mundhöhlenepithel abgelöst und den Habitus einer »Epithelperle« hat (Fig. 7 *e*). Hinter *Pd* 4 producirt die Schmelzleiste den Schmelzkeim des *M* 1, welcher im Oberkiefer auf dem kappenförmigen, im Unterkiefer auf der Grenze zwischen kappen- und glockenförmigem Stadium steht (Fig. 8). Wir finden, dass auf diesem Stadium das persistirende Gebiss im Unterkiefer theilweise weiter entwickelt ist als im Oberkiefer.

Stadium C.

Unterkiefer. Die Milchzähne sind stark verkalkt. Von den persistirenden Zähnen ist *M* 1 fast eben so weit entwickelt wie die Milchbackenzähne — derselbe hat somit die letzteren eingeholt (vgl. Stadium A) —, die Schneidezähne und der Eckzahn sind schwach verkalkt, während *Pm* 1—4 auf dem glockenförmigen Stadium ohne Hartgebilde stehen. Die persistirenden Zähne befinden sich noch alle im Zusammenhange mit der Schmelzleiste; doch fangen *C* und *Pm* 2—4 an, sich von ihr abzuschnüren in der Weise, dass sich an der lingualen Peripherie des Schmelzkeims das Schmelzleistenende als deutliche Prominenz bemerkbar macht. Besonders beachtenswerth ist der Befund bei *M* 1 (Fig. 9): die Schmelzleiste steht noch durch einen schmalen Strang mit demselben in Verbindung und hat eine schwache Anschwellung am tiefen Ende; die Schmelzleiste verhält sich neben diesem *M* 1 ganz so wie bei Milchbackenzähnen und durchaus nicht wie bei den eigentlichen Molaren anderer Säugethiere (vgl. unten .

Oberkiefer. Auch hier sind die Milchzähne stark verkalkt. *J* 1—3 sind glockenförmig. *C* und *Pm* 1 schwach, *Pm* 2 stärker verkalkt, *Pm* 3 ohne Verkalkung, *Pm* 4 wie *Pm* 1. Lingualwärts von sämmtlichen *Pm* ragt das stets deutlich angeschwollene Schmelzleistenende hervor, und scheint mir dieses Leistenende bei mehreren, besonders bei *Pm* 1 (Fig. 10) und 2, stärker hervorzutreten als bei

gleich weit entwickelten Prämolaren anderer, bisher von mir untersuchter Säugethiere. Wie auf dem vorigen Stadium liegt *Pm*1 — und dasselbe gilt für *Pm*1 im Unterkiefer — viel oberflächlicher als die *Pm*2—4. Zwischen *Pm*2 und 3 ventralwärts vom hinteren Theile des *Pd*2 liegt der glockenförmige, noch nicht mit Hartgebilde ausgerüstete Schmelzkeim eines überzähligen Prämolars; derselbe liegt, verschieden von *Pm*2—4, eben so oberflächlich wie *Pm*1 — es ist zu bemerken, dass ihnen beiden ein Vorgänger fehlt — und verhält sich zur Schmelzleiste ganz wie die übrigen Prämolaren: ist lingualwärts mit einem knospenförmigen frei hervorragenden Leistenende versehen. Die Deutung dieses Zahnes als überzähligen Prämolaren kann desshalb in keiner Weise beanstandet werden. — Besonders beachtenswerth ist das Verhalten des *M*1. Derselbe ist fast eben so weit entwickelt als die *Pd*. Lingualwärts von *M*1 hat sich das tiefe Ende der Schmelzleiste, welches neben dem entsprechenden Zahn des Unterkiefers nur eine schwache Anschwellung zeigt, zu einem glockenförmigen Schmelzkeim ausgebildet, welcher etwa auf demselben Entwicklungsstadium wie *Pm*3 steht und eben so wie dieser an seiner lingualen Seite das Schmelzleistenende knospenförmig hervortreten lässt (Fig. 11). Kurz: *M*1 kennzeichnet sich in jeder Beziehung als ein typischer Milchbackenzahn, während die Anlage seines Nachfolgers sich eben so vollständig als ein typischer Prämolar bekundet.

Um die weiteren Schicksale dieses Nachfolgers des oberen *M*1 zu erfahren, untersuchte ich auf Frontalschnitten die betreffende Stelle bei einem älteren, 290 mm langen Embryo: die Entwicklung des fraglichen Nachfolgers war nicht nur sistirt, sondern es war derselbe offenbar in Auflösung begriffen (Fig. 12). Wie ein Vergleich der Figuren 11 und 12, welche beide in derselben Skala gezeichnet sind, lehrt, ist besagter Nachfolger bei dem älteren Embryo bedeutend reducirt; der nicht besonders gute Erhaltungszustand des Objektes verhindert die Beobachtung der specielleren Rückbildungsvorgänge. Die Schmelzleiste hat sich dagegen medialwärts von *M*1 hier besser erhalten als beim jüngeren Embryo (Stadium C). Auch hinter dem *M*1 setzt sich die noch gut entwickelte Schmelzleiste ein Stück fort, was auf einem so weit vorgeschrittenen Stadium Berücksichtigung verdient.

Die bei Phoca angetroffenen Befunde liefern wichtige Beiträge zur Lösung **einiger Fragen von allgemeiner Bedeutung.**

Bekanntlich wird bei mehreren Säugethieren der vorderste Backenzahn nicht gewechselt. Viele Untersuchungen haben sich damit beschäftigt zu entscheiden, ob dieser Zahn der ersten oder der zweiten Dentition angehört. Während man durch die Entdeckung eines vordersten Milchbackenzahnes, welcher nie zur völligen Ausbildung gelangt, bei einigen der fraglichen Thiere die Frage erledigt hat, ist, wie aus den vorliegenden Untersuchungen hervorgeht, wenigstens bei Phoca groenlandica keine unzweifelhafte Anlage eines Vorgängers des persistirenden vordersten Backenzahnes vorhanden. Nichtsdestoweniger ist bei den Phocidae die Sache desshalb leichter zu entscheiden, weil der Unterschied zwischen den Zähnen der ersten und zweiten Dentition wenigstens in späteren Stadien in besonders scharfer Weise ausgeprägt ist. Der fragliche Zahn entwickelt sich viel später als die Milchbackenzähne und hat einen ganz anderen Habitus. Man kann ihn desshalb mit ziemlicher Sicherheit als *Pm*1 bezeichnen und wird wohl erwarten dürfen, dass geeignete Untersuchungen anderer Phocidae wenigstens die Anlagen eines Vorgängers, also eines *Pd*1, aufdecken werden.

Es fragt sich dann, auf welche Kriterien wir uns überhaupt stützen können, um zu entscheiden, ob in einem gegebenen Falle ein Zahn der ersten oder zweiten Dentition angehört. Falls der fragliche Zahn einen Vorgänger oder Nachfolger hat, oder präciser ausgedrückt, falls an derselben oder entsprechenden Stelle der Schmelzleistenlänge sich zwei Zähne nach einander differenziren, wird im Allgemeinen kein Zweifel über seine Natur walten können. Schwieriger kann die Entscheidung in einzelnen Fällen werden, wenn an der betreffenden Stelle des Kiefers nur ein Zahn erscheint.

Wie ich schon in meiner früheren Mittheilung (l. c. pag. 533) anzudeuten Gelegenheit gehabt, so reichen die Merkmale, welche man bisher meist als Kriterien für die Entscheidung, welcher Dentition ein Zahn im letzteren Falle zuzurechnen sei, angewandt hat, oft keineswegs aus. So kann die Gleichzeitigkeit der Funktion nicht als unfehlbares Merkmal benutzt werden. Wir wissen z. B., dass bei sämmtlichen Beutelthieren *Pm*3 zusammen mit allen Zähnen der ersten Dentition fungirt; dass bei allen Säugethieren die Molaren, welche nach meiner und anderer Forscher Ansicht zur ersten Dentition gehören, zeitlebens mit den Zähnen der zweiten Dentition vereint wirken; dass schließlich der eine oder andere Ersatzzahn so rasch sich entwickelt, dass er

mit einem oder mehreren Milchzähnen zusammen fungirt, wie dies beim oberen Eckzahn des Erinaceus[1] der Fall ist. Eben so wenig ist das Vorkommen oder Fehlen eines freien Schmelzleistenendes (l. c. pag. 529) neben einem Schmelzkeime für die vorliegende Frage entscheidend, denn ein solches findet sich nicht nur bei den Milchzähnen (inclusive den Molaren) sondern, wie ich früher nachgewiesen habe, auch bei einer großen Anzahl (vielleicht aller?) der Mitglieder der zweiten Dentition in gewissen Entwicklungsstadien. Dieser Umstand ist von früheren Untersuchern übersehen worden, und man hat allgemein Zahnanlagen mit solchen Knospen als Milchzahnanlagen gedeutet[2]. Schließlich könnte man geneigt sein, das Verhalten des Schmelzkeimes zur Schmelzleiste, ob sich nämlich der erstere am oberflächlichen oder am tieferen Theile derselben anlegt und entwickelt, als ein Kriterium in der vorliegenden Frage zu verwerthen. Es lässt sich aber nicht verkennen, dass im Allgemeinen (siehe unten) dieser Unterschied lediglich nur dadurch bedingt ist, ob ein Zahnwechsel an der betreffenden Stelle stattfindet oder nicht. Im ersten Falle entwickeln sich sowohl Milch- als Ersatzzahn in der Tiefe, dagegen mehr oder weniger oberflächlich, wenn kein Zahnwechsel erfolgt, wie z. B. die persistirenden Zähne (außer *Pm* 3) bei Marsupialia, *Pm* 1 bei Phoca und die von mir als persistirende Milchzähne gedeuteten Zähne bei Erinaceus. Doch ist zu bemerken, dass beim letztgenannten Thiere der Schmelzkeim des oberen *Jd* 2, welcher einen Nachfolger hat, ganz dieselbe Lage einnimmt wie der untere *Jd* 3, welcher ohne Nachfolger ist.

Wenn wir nun auch in einzelnen Fällen im Zweifel sein können, ob ein Zahn der ersten oder zweiten Dentition zuzurechnen sei, so kann dies doch offenbar nicht als ein Einwand gegen die Annahme von verschiedenen Dentitionen angeführt werden. Es lassen sich in der That gute Gründe dafür anführen, dass diese Annahme sich auf eine Realität stützt, keine bloße Schablone ist. Allerdings dürfen wir die Dentition nicht etwa als ein »reihenweises Auftreten«, wie es Baume[3] will, definiren, welche Definition vornehmlich dem Verhalten bei dem höheren Säugethier entnommen ist, sondern Dentition ist als Zahngeneration aufzufassen. Wir erkennen

[1] Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. pag. 515.

[2] Röse (Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVIII. pag. 460) giebt die Möglichkeit eines Abschnürungsprocesses auch bei der zweiten Dentition zu, um das Auftreten einer dritten Dentition zu erklären.

[3] Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses. 1882. pag. 232.

darin ein Früher und ein Später, nicht, wie Baume (l. c.) will, den Ausdruck gleichzeitiger aber »verschieden hochentwickelter Produkte«. So sind also zur ersten Dentition diejenigen Zähne, welche einer früheren, zur zweiten diejenigen, welche einer späteren Entwicklungsstufe angehören, zu rechnen. Die Berechtigung dieser Betrachtungsweise entnehmen wir den historischen Thatsachen. Die Zähne, welche der ersten Dentition der höheren Säugethiere entsprechen, bilden auf dem älteren Stadium — Marsupialia (mit Ausnahme des *Pm* 3), Odontoceti — die einzige, die persistirende Dentition. Es liegen ferner Beweise vor, dass Zähne der ersteren Dentition Merkmale von fossilen Vorfahren bewahrt haben, während die entsprechenden Zähne der zweiten Dentition abgeändert sind[1].

Aus dieser Darlegung können wir dann als eine Konsequenz jedenfalls ein, auch praktisch verwerthbares Kriterium ableiten: die Anlagen der zu derselben Dentition (Zahngeneration) gehörigen Zähne differenziren sich gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig an der Schmelzleiste. Mit Rücksicht auf die historische Entwicklung scheint man mir zu der Annahme berechtigt, dass dieses Kennzeichen, wenn auch nicht absolut maßgebend, doch weniger Störungen und Anpassungen ausgesetzt sein dürfte als andere Merkmale, welche man bisher für den gleichen Zweck hat verwenden wollen, wie Entwicklungstempo, Zeitpunkt des Fertigwerdens oder des Durchbruchs etc.

Die oben ausgesprochene Ansicht involvirt somit nicht, dass die Zähne in allen Stadien völlig dieselbe Ausbildungsstufe einnehmen. Vielmehr lässt sich, wie schon oben (pag. 136) betont, nachweisen, dass Zähne, welche unbestritten der zweiten Dentition angehören, durch ein beschleunigtes Entwicklungstempo ihre Dentitionsgenossen überholen, etwa gleichzeitig mit den Zähnen der ersten Dentition fertig werden und zusammen mit diesen fungiren. Es kann somit gleichsam ein sekundäres In-einander-Wachsen ursprünglich getrennter Dentitionen, ein Übertritt eines Zahnes während der Entwicklung von der einen Dentition in die andere stattfinden, indem die Entwicklung einzelner Zähne beschleunigt oder gehemmt wird. Ein besonderes lehrreiches Beispiel dieser Art habe ich schon früher (l. c. pag. 515)

[1] Vergleiche auch die Ausführungen in meiner früheren Mittheilung, l. c. pag. 519, 530—531.

beschrieben: der obere *Cd* bei Erinaceus ist rudimentär und fällt zeitig aus; dieser Umstand steht mit dem beschleunigten Wachsthum des *C* in Zusammenhang, welcher nicht zeitiger als die übrigen Ersatzzähne angelegt wird, aber nur wenig später als die echten Milchzähne fertig wird und zusammen mit ihnen fungirt. Dass aber ein solcher Fall nicht als ein Argument gegen die Annahme von verschiedenen Dentitionen angeführt werden kann, ist einleuchtend.

Für mich ist demnach im Gegensatz zu KÜKENTHAL für die Auffassung, dass das persistirende Gebiss der Marsupialia (mit Ausnahme des *Pm*3) der ersten Dentition der Placentalen entspricht, nicht ausschließlich der Umstand maßgebend, dass lingualwärts von diesen Zähnen ein freies Schmelzleistenende resp. eine Knospe entsteht, sondern auch die Gleichzeitigkeit der Anlage des stets als Milchzahn anerkannten *Pd*3 und derjenigen der übrigen persistirenden Zähne, natürlich mit Ausschluss der letzten Molaren.

Da nun, wie erwähnt, jedenfalls a priori nicht behauptet werden kann, dass nicht auch in der ersten Anlage zeitliche Verschiebungen eintreten können (siehe oben pag. 131), so haben wir meines Erachtens kein einzelnes Kriterium, das in jedem Falle unfehlbar wäre, sondern nur ein vergleichendes Abwägen muss entscheiden, welcher Dentition ein Zahn angehört.

Unter diesen Gesichtspunkten ist auch die Frage zu entscheiden, wie bei Erinaceus die Schneide-, Eck- und vorderen Backenzähne, welche nicht gewechselt werden, zu deuten sind. Für die von mir (l. c. pag. 517—518) vertretene Auffassung, dass dieselben persistirende Milchzähne sind, spricht vor Allem der Umstand, dass besagte Zähne sich ganz in derselben Weise wie und gleichzeitig mit solchen Zähnen, deren Zugehörigkeit zur ersten Dentition durch das Vorkommen von Nachfolgern festgestellt ist, ausbilden. Gegen dieselbe aber lässt sich das mit *Pm*1 bei Phoca analoge Verhalten dieser Zähne anführen, sowie die Erwägung, dass die Befunde am oberen *C* bei Erinaceus möglicherweise geeignet sind uns Anweisung zu geben, wie die besagten Zähne zu deuten sind: dass nämlich eben so wie dieser noch einen rudimentären Vorgänger (*Cd*) besitzt, die umstehenden, im Allgemeinen minderwerthigen Zähne ebenfalls solche gehabt haben und somit selbst Ersatzzähne sind, dass sie aber im Laufe der Ontogenese ihre Vorgänger (die Milchzähne) verloren, und im Zusammenhang hiermit ihre Anlage und Entwicklung beschleunigt worden sind. Falls wir die letzte Alternative acceptiren, wäre dann die von mir erwähnte Zahnanlage labialwärts vom oberen dritten Schneidezahn (l. c. pag. 516, Fig. 14

bis 16) als ein Rest nicht einer der ersten Dentition vorhergehenden, sondern als ein Rest der ersten Dentition zu deuten[1].

Ich habe diese Frage hier nur berühren können und möchte desshalb auch vor der Hand auf ihre definitive Beantwortung verzichten. Durch Vorführung von neuem Material hoffe ich in meiner ausführlicheren Arbeit, wo auch die abweichenden Ansichten anderer Untersucher Berücksichtigung finden werden, diese und verwandte Fragen ihrer Lösung näher zu bringen.

Nur noch auf das interessante Verhalten des letzten Backenzahns bei Phoca möchte ich die Aufmerksamkeit des Lesers lenken. Neben diesem Zahne, welcher bisher allgemein als einziger Molar der Phocidae aufgefasst worden ist, entwickelt sich, wie ich oben (pag. 135, Fig. 11, 12) gezeigt habe, das Schmelzorgan eines typischen »Ersatzzahnes«, während somit der »Molar« alle Merkmale eines Milchbackenzahnes aufweist. Faktisch — d. h. wenn es sich um die Darstellung des thatsächlichen Befundes handelt — verhält sich somit der letzte (fünfte) Backenzahn bei Phoca wie ein persistirender Milchzahn, dessen Ersatzzahn im Laufe der ontogenetischen Entwicklung (ob immer?) zu Grunde geht. Lässt sich nun sicher stellen, dass dieser bei Phocidae allgemein als *M*1 gedeutete Zahn wirklich demselben Zahn bei anderen Säugethieren homolog ist, dann ist auch zur vollen Evidenz bewiesen, dass die Molaren oder wenigstens *M*1 der ersten Dentition angehört. Ontogenetische Untersuchungen allein reichen nun allerdings zur Entscheidung dieser Frage nicht aus, sondern muss außerdem die vergleichende Anatomie zu Rathe gezogen werden.

Wie schon oben erwähnt, ist bei Phocidae das Auftreten »überzähliger Zähne« besonders häufig beobachtet worden. Aus den vorliegenden Untersuchungen lässt sich entnehmen, dass die überzähligen Zähne in der Prämolarreihe theils wirkliche Prämolaren sind (also der zweiten Dentition zuzurechnen sind), theils auch der dritten Dentition angehören können. Die Anlage eines überzähligen Zahnes, dessen Entwicklung ihn als unzweifelhaften Prämolaren kennzeichnete, fand ich im Stadium *C* zwischen dem oberen *Pm*2 und 3 (siehe oben

[1] Da ich schon früher bei Didelphys und jetzt bei Myrmecobius (s. oben pag. 116—119) eine der ersten vorhergehende Dentition — und zwar bei Myrmecobius in starker Entfaltung — nachgewiesen habe, kann also das Auftreten einer solchen Dentition bei den Säugethieren nicht in Frage gesetzt werden, wenn wir uns auch im oben erwähnten Falle für die zuletzt vorgetragene Alternative entscheiden sollten.

pag. 135). Aber auch für das Zustandekommen von Backenzähnen einer dritten Dentition liegen, wie wir gesehen haben (siehe oben pag. 135), die Verhältnisse hier ganz besonders günstig, so dass sicherlich manche der beschriebenen »überzähligen Prämolaren« bei darauf hin gerichteter genauerer Prüfung sich als der dritten Dentition angehörige Zähne herausstellen werden.

Nach Sahlertz' Untersuchungen (l. c.) tritt bei Phocidae ein sechster Backenzahn (also ein *M*2) bei Weitem häufiger im Ober- als im Unterkiefer auf. Nun ist, wie oben erwähnt, die Anlage des Nachfolgers des »*M*1« oben weiter entwickelt als unten; es wäre also nicht undenkbar, dass besagter Nachfolger manchmal zur vollen Ausbildung gelangen und hinter »*M*1« Platz finden kann. Da wir aber andererseits gesehen haben, dass die Schmelzleiste auch am ältesten untersuchten Embryo sich ein Stück hinter dem »*M*1« relativ gut entwickelt erhält, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, dass sich an der Schmelzleiste ein »*M*2«, derselben Dentition wie »*M*1« angehörig, ausbilden kann.

Aus der vorliegenden Darstellung können wir jedenfalls entnehmen, dass das Zahnsystem der Phocidae zu denjenigen gehört, welche sich in besonders lebhaftem Flusse befinden, und desshalb im hohen Maße unsere Aufmerksamkeit verdient.

Edentata.

Während der Drucklegung meines vorigen Aufsatzes hat Röse seine Untersuchungen »Über rudimentäre Zahnanlagen der Gattung Manis« veröffentlicht[1]. Derselbe beschreibt bei zwei Embryonen von M. tricuspis von resp. 76 und 90 mm Länge nicht nur eine Zahnleiste, sondern bei dem jüngeren Individuum auch ein knospenförmiges Schmelzorgan. Ich mache darauf aufmerksam, dass ich bei einem kleineren (40 mm langen) Embryo derselben Art auch bei erneuter Prüfung keine Spur einer Schmelzleiste angetroffen habe.

In Bezug auf die von mir untersuchten Bradypus-Embryonen (l. c. pag. 528) möchte ich nachträglich bemerken, dass bei beiden vor den persistirenden unteren vier Zähnen ein rudimentärer solcher vorhanden ist. Zusammengehalten mit dem in der Litteratur erwähnten Vorkommen eines solchen Zahnrudimentes, muss sein Auftreten als ein ziemlich konstantes bezeichnet werden und

[1] Anatomischer Anzeiger. Jahrg. VII. (1892.) pag. 618.

weist — analog den entsprechenden Befunden bei Tatusia (vgl. meine frühere Mittheilung pag. 527) — auf eine Stammform der Bradypodidae hin, deren Zahnanzahl im Unterkiefer normal vier übersteigt. Da die Krone des hinteren Zahnes im Unterkiefer bei den Embryonen stets zweispitzig ist, so ist das Gebiss bei Bradypus — eben so wie bei Tatusia — ursprünglich heterodont, was gut mit der früher (l. c. pag. 542) von mir ausgesprochenen Auffassung harmonirt. Schließlich sei auch noch auf das Vorkommen von Pigment im Inneren des Schmelzkeimes der vordersten Zahnanlage bei dem 43 mm langen Bradypus-Embryo hingewiesen.

Stockholm im Januar 1893.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.

II.

Über die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen.

Von

Dr. Hermann Klaatsch,

Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

Mit Tafel VII und 6 Figuren im Text.

Durch die Aufhellung des Urzustandes der Wirbelsäule wurden die Vorbedingungen für die richtige Erkenntnis der Bildung von Wirbelkörpern bei Fischen erfüllt. Das Material, aus welchem diese Theile des Achsenskelets bestehen, nämlich Knorpel und Knochengewebe, war dem Urzustand fremd; wir sehen diese neuen gewebliehen Bestandtheile zunächst im Bereich der skeletoblastischen Schicht sich entfalten, ohne dass der centrale Theil des Achsenskelets, die Chorda und ihre Scheide, eine Modifikation erleiden.

Die Quelle, aus welcher diese neuen Komponenten des Wirbelthierskelets stammen und die Bahnen, auf welchen sie zu den Bogenbildungen der skeletoblastischen Schicht gelangen, regen Fragen an, die für jedes der beiden Gewebe gesondert zu lösen sind. Für das ältere Stützgewebe, den Knorpel, sind diese Punkte weit mehr in Dunkel gehüllt als für das jüngere Knochengewebe.

Wo der Knorpel herstammt, ob er lediglich eine Modifikation des Bindegewebes in der skeletoblastischen Schicht darstellt, oder als eine eigenartige histiologische Formation von einer besonderen Stelle aus sich im Organismus verbreitet hat, lässt sich vorläufig nicht entscheiden und muss einer speciellen Prüfung vorbehalten

bleiben. Wir nehmen also vorläufig die Thatsache als gegeben hin, dass das Knorpelgewebe in der verbreiterten Basis der Bogenbildungen sich entfaltet und, auf dem Querschnitt gesehen, von vier gesonderten Punkten aus sich weiter entwickelt, um theils die häutigen Bogenbildungen in ihrer centralen Hauptmasse in knorpelige umzuwandeln, theils gegen die Elastica hin zu wuchern und hier mit der Chorda und deren Scheide in Beziehung zu treten (Fig. 1).

Die peripheren Theile der skeletoblastischen Schicht (*sk*) behalten hierbei eben so wie die elastischen Längsbänder ihre ursprüngliche Anordnung bei. Die ersteren stellen nunmehr für die Knorpelbögen eine Umhüllungshaut dar, deren Beurtheilung hinsichtlich des genetischen Zusammenhanges mit dem centralen Knorpel von der histologischen Auffassung des Knorpels selbst abhängt. Die Bandapparate stellen nun die Verbindung der einzelnen Knorpelbögen mit einander dar, deren segmentale Gliederung und mannigfaltige Differenzirung außerhalb des Bereichs der vorliegenden Untersuchung bleiben.

Bezüglich des Knochengewebes sind die Thatsachen wenigstens so weit gesichtet, dass an dem allmählichen, von peripheren Gegenden aus erfolgenden Zutritt desselben zum Achsenskelet Niemand zweifeln wird, der mit der Morphologie des Fischskelets hinreichend vertraut ist. Durch Gegenbaur's, O. Hertwig's und meine Untersuchungen wurde die Quelle des Knochengewebes in die Schuppenbildungen der Haut verlegt, und von diesen aus dringt das neue Stützgewebe, die bindegewebigen Bahnen der Perichordalsepta benutzend, gegen das centrale Skelet vor, letzteres auf einem Stadium antreffend, wo bereits knorpelige Bogenbildungen entstanden sind (Fig. 2).

Damit sind die vorbereitenden Zustände charakterisirt, welche der Wirbelkörperbildung vorangehen, und es ist der Punkt erreicht, von dem aus die Fragen, welche sich an die Umgestaltung der centralen Theile der Wirbelsäule knüpfen, nach verschiedenen Richtungen hin sich gliedern.

Diese verschiedenen Bahnen werden angezeigt durch das Material, aus welchem der Wirbelkörper sich aufbaut. Nicht nur a priori denkbar, sondern auch durch die Thatsachen realisirt ist der Fall, dass von den Bogenbildungen aus das osteoblastische Material, sich an der Außenfläche der Elastica verbreitend, die Chorda beeinflusst und zur Entstehung knöcherner Wirbelkörper führt, die, von den Bögen abgesehen, keine knorpeligen Bestandtheile enthalten (Teleostier, cf. Grassi).

Diesen Fall bei Seite lassend, wollen wir uns mit der Frage nach der Bildung knorpeliger Wirbelkörper beschäftigen. Dabei eröffnen sich verschiedene Möglichkeiten, deren jede durch Thatsachen illustrirt wird. Der einfachste Weg, auf dem von knorpeligen Bogenbildungen aus eine centrale Knorpelmasse sich bilden kann, ist der, dass die Chorda sammt ihrer Scheide vom Knorpelgewebe so umwachsen wird, wie ich es eben vom Knochengewebe skizzirt habe. In der That kommt eine solche Bildung perichordaler Wirbelkörper, wie ich es nennen möchte, vor. Daneben aber und ganz unabhängig davon sehen wir einen anderen, viel komplicirteren Modus, welcher die centralen Theile zu einer gegliederten Knorpelmasse umgestaltet. Hierbei wird die Elastica durch die Knorpelbögen beeinflusst und letztere treten in Beziehung zur Chordascheide: indem dieselbe theilweise chondrificirt wird, erleidet das Chordarohr Veränderungen, und als Endresultat sehen wir chordale knorpelige Wirbelkörper hervorgehen.

Letzterer Modus ist der wichtigere und weiter verbreitete.

Das Material an Formen, welches zur vorliegenden Untersuchung herangezogen wird, ist durch die Thatsachen scharf umgrenzt.

Durch den Besitz hochentwickelter knorpeliger Wirbelkörper zeichnen sich die Selachier vor allen anderen Fischen aus und werden demgemäß in den Vordergrund gestellt werden müssen. Ungeachtet der reichhaltigen, noch jetzt stetig anwachsenden Litteratur über diesen Gegenstand ist eine richtige Erkenntnis der Selachierwirbel bisher nicht erzielt worden. Die eigenthümliche histiologische Beschaffenheit der erwachsenen Wirbel, jene Modifikation des Knorpels, welcher Hasse große Bedeutung zuerkannte, kann nur durch den richtigen Anschluss des fertigen Verhaltens an den Urzustand erklärt werden. Dazu reicht indessen die Beschreibung einiger ontogenetischer Stadien (Hasse) keineswegs aus. Diese verlangen selbst wieder eine Erläuterung durch die Vergleichung mit anderen Formen. Ohne eine solche wird nicht einmal der ontogenetische Process als solcher richtig beschrieben.

Die anderen Formen, welche nach meiner Ansicht hier herangezogen werden müssen, sind die Holocephalen und die Dipnoer. Obwohl hier keine »Wirbelkörper« im strengen Sinn des Wortes sich finden, sehen wir doch die vorbereitenden Processe für deren Bildung auftreten und lernen daraus die zahlreichen Etappen jenes langen Weges kennen, welcher vom Urzustand bis zum fertigen Ausbau regelmäßiger knorpeliger Wirbelkörper führt. Während die

Holocephalen in einem Punkte, nämlich bezüglich der Veränderungen der Elastica werthvoll sind, bieten die Dipnoer in einer anderen Richtung sehr interessante Verhältnisse.

Die Behauptung, dass dem Ceratodus und Protopterus »Wirbelkörper« gänzlich fehlen, muss mit Recht auf Widerspruch stoßen. Ist es doch eine längst bekannte Thatsache, dass am Caudaltheil des Achsenskelets dieser Thiere die Chorda zerstört wird und dass hier ein »Knorpelstab« sich entwickelt, dessen annähernd regelmäßige Gliederung an Wirbelkörper erinnert. Diese Verhältnisse sind bisher (wie die Wirbelsäule der Dipnoer überhaupt) nicht genügend untersucht worden. Es gilt die Frage zu entscheiden, ob und in wie weit die Glieder des Knorpelstabes mit Wirbelkörpern verglichen werden dürfen. Diese Parallele, wie es Wiedersheim thut, ohne Weiteres gänzlich bei Seite zu schieben, halte ich für falsch, da es doch zur Bildung einer axialen Knorpelmasse auf Kosten der Chorda kommt. Wichtiger jedoch als die Klarstellung des einzelnen Befundes ist der Einblick, den man durch denselben in die Beziehungen des Knorpels zur Chordascheide und Chorda erhält.

Von Ganoiden kann ich nur die Angaben Gegenbaur's und Balfour's über die caudalen Knorpelwirbel des Lepidosteus verwerthen, und dies muss um so eher geschehen, als sie ein hohes theoretisches Interesse beanspruchen.

I.

Vorstufen und Anfänge chordaler Knorpelwirbel.

Zur Überleitung von den früher besprochenen Zuständen zu den neuen Objekten diene der Querschnitt von der Wirbelsäule eines jugendlichen Accipenser ruthenus, von dem ein Theil auf Fig. 1 dargestellt ist. Bezüglich der Persistenz des Urzustandes, die sich hier offenbart, mag das Bild als Ergänzung des früher Geschilderten dienen. Die dicke Chordascheide (*Sch*) zeigt die schrägen Fasersysteme deutlich. Die Elastica (*E*) ist nahezu vollständig geschlossen: die sehr kleinen Öffnungen derselben, bei schwacher Vergrößerung gar nicht hervortretend, spielen noch keine Rolle.

Das Auftreten knorpeliger Bogenbildungen (*Hbk*) hat die typischen Zustände der skeletoblastischen Schicht (*sk*) nicht alterirt und die drei elastischen Längsbänder sind so mächtig entwickelt, wie bei wenigen anderen Formen. (Das Lig. ventr. ist zum Theil sichtbar.)

Für unseren Zweck kommt nun von diesen Befunden vor Allem das Folgende in Betracht: Die knorpeligen Bogenbildungen haben sich der Elastica bedeutend genähert; nur an wenigen Stellen findet sich noch eine dünne Bindegewebslage zwischen beiden. Nirgends machen sich im Bereich der Chorda und ihrer Scheide Veränderungen bemerkbar, welche auf eine segmentale Modifikation derselben schließen lassen. Horizontale Längsschnitte vom vorliegenden Objekt zeigen, dass die Chordascheide überall gleiche Dicke besitzt. Die skeletoblastische Schicht hingegen lässt bereits einige leichte Veränderungen erkennen. Zur Seite der Chorda sind ihre Faserzüge nicht überall gleich stark entwickelt. Den Intermuscularsepten entsprechend, ziehen straffere Züge in jedem Segment von den Dorsal- zu den Ventralbögen. Diese Eigenthümlichkeit ist geeignet, bei der Bildung knöcherner Wirbelkörper eine Rolle zu spielen, wie ich später an anderem Orte zeigen werde; für die knorpeligen Wirbelkörper hat sie keine Bedeutung. Eine solche kommt indessen einigen an der Elastica auftretenden Erscheinungen zu. Man bemerkt an manchen Stellen des Bogenknorpels elastische Fasernetze in dessen Grundsubstanz, und diese stehen z. Th. mit den Längsbändern, z. Th. aber auch mit der Elastica in Zusammenhang (Fig. 1 bei *el*).

Die Aufnahme von Theilen der Elastica in die Basis der knorpeligen Bögen ist aus der nahen Lagebeziehung der Theile zu einander leicht verständlich, und dieses gegenseitige Verhältnis der beiden perichordalen Theile zu einander wird immer inniger werden, je mehr der Knorpel direkt an die Elastica sich herandrängt. Finden die Knorpelbögen einmal an der Elastica eine sichere Unterlage, so wird eine feste Verbindung beider mit einander eine Durchdringung des Knorpels mit elastischen Theilen für die Leistung des Achsenskelets einen bedeutenden Fortschritt darstellen.

Diese Veränderungen können nun für die Elastica und damit auch für die Chordascheide keineswegs gleichgültig sein. Ist es doch leicht ersichtlich, dass die Funktion der Elastica, eine geschlossene Hülle der Chordascheide zu repräsentiren, in dem Maße an der Stelle der Bogenbasen verloren geht, als letztere selbst elastische Theile aufnehmen. Bei einer solchen Konkurrenz der benachbarten Bildungen mit einander wird die Elastica lokal, den knorpeligen Bögen entsprechend, außer Funktion gesetzt, und ein ausgedehnter Schwund derselben als geschlossener Membran ist die Folge.

Für diese Processe bietet uns Chimaera die schönsten Anhalts-

punkte. Hier sind die makroskopischen Verhältnisse vollständig die gleichen wie bei den Knorpelganoiden; nur kann man hier die Knorpelbögen nicht mehr von der Chordascheide lösen. Diese feste Verbindung der Theile mit einander ist durch die lokale Auflockerung der Elastica zu Stande gekommen.

Indem ich im Übrigen die Verhältnisse der Holocephalenwirbelsäule als bekannt voraussetze (cf. Gegenbaur 2, Hasse 1), hebe ich nur die für unseren Zweck wichtigen Punkte hervor (Fig. 7).

Querschnitte durch die Wirbelsäule von Chimaera zeigen ohne Weiteres die vier großen Elasticaöffnungen an den Bogenbasen. Dieselben sind keineswegs einheitlich und deuten so auf ihre Entstehung durch Vergrößerung der präexistenten kleineren Lücken hin. Auch ist die Elastica nicht einfach durchbrochen, sondern ihre Substanz strahlt in sehr feinen Zügen in den benachbarten Knorpel aus, der bereits durch die Öffnungen in die Chordascheide vorgedrungen ist. An manchen Stellen zeigen sich ganz enorm komplicirte elastische Netzbildungen, von der Elastica ausgehend, vielfach mit zarten Ausläufern theils in den Knorpel, theils in das benachbarte Bindegewebe vordringend. Eine Andeutung dieser zierlichen Bilder habe ich auf Fig. 7 bei *el* versucht. (Auch Hasse [1] bildet Ähnliches ab.)

Dass die Chordascheide durch die an ihrer Peripherie sich abspielenden Vorgänge in Mitleidenschaft gezogen wird, liegt auf der Hand. Zwar zeigt sie noch durchaus die typische fibrilläre Struktur, doch liegen zwischen den Fasermassen Zellen, wie alle früheren Untersucher erkannten. Nur die innerste Zone der Chordascheide bleibt davon zum Theil frei. Dass diese Elemente von außen her von den Knorpelbögen abstammen, ist nach allem Früheren wahrscheinlich. Da nun Chimaera in diesen Punkten sich weniger primitiv als die Dipnoer verhält, so wende ich mich zur Schilderung der letzteren, um später auf die Holocephalen zurückzukommen.

Obwohl die Wirbelsäule der Dipnoer mehrfach untersucht wurde, ist ihre Stellung zu derjenigen der anderen Fische noch keineswegs klargestellt.

Durch Bischoff, Hyrtl, Owen und Günther wurden die allgemeinen Verhältnisse des Achsenskelets von Lepidosiren, Protopterus und Ceratodus aufgedeckt. Im Wesentlichen ergaben sich bei den

wenigen noch lebenden Vertretern der Dipnoer übereinstimmende Befunde, eine persistente Chorda mit dicker Scheide, welcher die theils knorpeligen, theils knöchernen Bogenbildungen aufsitzen. Der eigenthümliche »Knorpelstab«, in welchen bei Protopterus und Ceratodus die Wirbelsäule ausläuft, wurde bezüglich der morphologischen Bedeutung seiner Segmente bisher nicht geprüft.

Die mikroskopischen Befunde, besonders der Chordascheide, erfuhren durch Gegenbaur, Hasse und Lvoff eingehendere Behandlung. Die Angaben Lvoff's über Protopterus finde ich im Wesentlichen zutreffend, doch hat dieser Autor keine morphologische Verwerthung seiner Resultate versucht.

Meinen Untersuchungen konnte ich ein ganzes Skelet des Ceratodus für die makroskopischen, und Stücke der Wirbelsäule eines anderen Exemplars für die mikroskopischen Verhältnisse zu Grunde legen. Dessgleichen konnte ich Querschnittsbilder eines jugendlichen Protopterus heranziehen.

Da ich hier nur diejenigen Punkte verwerthe, welche zum speciellen Thema in Beziehung stehen, so liegt mir Vollständigkeit in der Schilderung der Dipnoerwirbelsäule gänzlich fern. Dies gilt namentlich für die Bogenbildungen, welche ein Thema für sich darstellen. Am vorliegenden Exemplar von Ceratodus misst die Wirbelsäule im Ganzen ca. 65 cm. Hiervon kommen 25 cm auf die Leibeshöhlenregion. Die letzten 20 cm werden von dem »Knorpelstab« eingenommen.

Die skeletoblastische Schicht, mit den Myosepten in Zusammenhang, umhüllt mit ihren peripheren Theilen als eine Art Sehnenhaut die Chorda und die Bogenbildungen. Nach Ablösung dieser Haut wird man der Chorda als eines weißen Stranges ansichtig, dessen Oberfläche eine leichte cirkuläre Streifung zeigt. Diese gehört der Elastica an, unter welcher die Chordascheide als ein weicher, aber an manchen Stellen knorpel-ähnlicher Cylinder erscheint. Das epitheliale Chordarohr zeigt eine gelbliche Färbung.

Die Bogenbildungen, welche der Elastica aufsitzen, interessiren uns hier nur in so weit, als sie mit der Entstehung des terminalen Knorpelstabes zu thun haben. Im Übrigen verweise ich auf Günther's Beschreibung. Die dorsalen Bogenbildungen stellen gegliederte Stäbe dar und dienen, im Medianseptum gelagert, als Träger der allgemeinen großen Flossenbildung, welche bei Ceratodus in einem sehr primitiven Zustande verharrt, indem sie bald hinter dem Schädel beginnend, den ganzen Körperrand einnimmt, so weit nicht eine

Leibeshöhle entwickelt ist. Da die Region der letzteren wenig mehr als ein Drittel der Wirbelsäule einnimmt, so ist auch der größere Theil der ventralen Bögen im Dienste der großen Körperflosse umgestaltet und damit den dorsalen Bogenbildungen bis in die Einzelheiten hinein ähnlich gestaltet.

Von den einzelnen Gliedern dieser Bogenbildungen kommen hier nur die basalen in Betracht, für welche ich die Namen der Bögen im engeren Sinne beibehalte. Die paarigen Knorpelstücke, welche als ovale Bildungen im Profil erscheinen und der Elastica unmittelbar aufgelagert sind, nenne ich Arcualia (Fig. 5 *Ard* und *Arv*).

Vom Kopf bis zum Beginn des Knorpelstabes zähle ich 40 solcher dorsalen Arcualia und eben so viele ventrale Bildungen. Die letzteren liegen, namentlich in der Caudalregion, nicht genau den dorsalen Stücken gegenüber. Die Leibeshöhlenregion umfasst 27 ventrale Arcualien, welche hier sehr stark entwickelte »Pleuralbögen« oder rippenartige Bildungen tragen, deren morphologische Deutung hier nicht in Betracht kommt. Die Ossifikation hat über alle knorpeligen Bogentheile mit Ausnahme der Arcualia eine dünne Knochenhülse gelagert.

Wenn auch am größten Theil der Wirbelsäule die Chorda persistirt und Wirbelkörper gänzlich fehlen, so macht sich doch der Anfang einer Segmentirung bereits am axialen Theil des Skelets bemerkbar. Von außen betrachtet, erscheint die Chorda sammt Scheide nicht überall von gleichmäßiger Dicke, sondern zeigt abwechselnd Einschnürungen (*d*) und Auftreibungen (*c*), welche, wie ein longitudinaler Einschnitt lehrt, auf Rechnung der Chordascheide und nicht des epithelialen Theiles der Chorda kommen. Je weiter terminal, um so deutlicher tritt diese Erscheinung hervor, die offenbar mit den Bogenbildungen in Beziehung steht; die eingeschnürten Partien entsprechen nämlich genau den Arcualien, während sich die Anschwellungen zwischen den Arcualien im Bereich der starken elastischen Ligg. interarcualia finden, welche als Theile des Lig. dorsale inferius die einzelnen Skeletstücke mit einander verbinden. Man kann sich des Eindruckes nicht erwehren, dass hier eine direkte mechanische Beeinflussung der Chordascheide durch die ihr aufsitzenden Bogenknorpel vorliegt. Eine solche, nur zu einem höheren Grade entwickelt, lässt den Knorpelstab hervorgehen.

Zunächst hat es den Anschein, als trete diese Bildung ganz plötzlich und unvermittelt auf; eine genauere Betrachtung zeigt jedoch, dass eine Überleitung des unsegmentirten Theiles der Chorda

zu den an Wirbelkörper erinnernden Segmenten statt hat. Auch lässt sich die Beziehung der Bogenbildungen zum Knorpelstab näher eruiren, als man nach GÜNTHER's wenig exakten Angaben erwarten sollte.

Bis zum 35. Arcuale dorsale inkl. bleibt die oben erwähnte Beschaffenheit derselben gewahrt, d. h. sie stellen im Profil ovale Stücke dar, deren Krümmung cranial ziemlich gleichmäßig erscheint, während am terminalen Theile unregelmäßigere Gestaltungsverhältnisse sich finden. Diese stehen in Zusammenhang mit dem Austritt der Spinalnervenwurzeln aus dem Rückenmarkskanale. Wie bei Knorpelganoiden und Selachiern erfolgt der Austritt der dorsalen und der ventralen Wurzel von einander gesondert, wenn auch in geringer Entfernung von einander, wobei die dorsale etwas schräg über und hinter der ventralen liegt. Im mittleren Theil der Wirbelsäule tritt stets die ventrale Wurzel durch den Arcualknorpel nicht weit vom terminalen Rande desselben aus, während der dorsale nicht von Knorpel umgeben ist.

Im Bereich des ventralen Nervenloches vollzieht sich nun am 36. Arcuale eine Abgliederung des terminalen Knorpeltheiles von der Hauptmasse. Damit ist ein neues kleines Knorpelelement entstanden, welches in den folgenden Segmenten immer mehr sich vom Arcuale entfernt und am 39. eine Zerschnürung in zwei Knorpelchen aufweist. Diese Skeletstücke, welche ich Interarcualia nennen will, scheinen bei Ceratodus in dieser Region sich öfter zu finden. Wenigstens traf ich sie in gleicher Weise bei dem Stück eines zweiten Exemplars an. Allerdings spielt gerade in diesen Theilen des Achsenskelets die individuelle Variabilität bei den Dipnoern eine große Rolle; dies spricht sich schon darin aus, dass bei dem zweiten Exemplar die Interarcualia relativ größer waren als beim ersten, und in den wenigen untersuchten Segmenten das ventrale Nervenloch vollständig umscheideten. Es werden daher weitere Untersuchungen einer größeren Zahl von Exemplaren lehren müssen, in wie weit wir es hier mit regelmäßigen Vorkommnissen zu thun haben, zumal da GÜNTHER nichts von diesen Knorpeln erwähnt. Ich gehe indessen hier auf dieselben desshalb ein, weil bei beiden untersuchten Exemplaren das erste Stück des Knorpelstabes mit ihnen in genetischer Beziehung steht.

Das 40. dorsale Arcuale (*Ard40*) ist regelmäßig entwickelt, nur terminal in derselben Weise verkürzt wie die vorangehenden. Sucht man nun nach dem Interarcuale, welches zu diesem Segment

gehören sollte, so trifft man an dessen Stelle ein sehr mächtiges Knorpelstück, welches dorsal in eine kurze Spitze auslaufend, sich ventral bis zu dem Hämalbogen erstreckt, somit als erstes Glied des Knorpelstabes ein axiales Skeletstück liefert. Dieses axiale Knorpelsegment (*W1*) — um den Namen des Wirbelkörpers zu vermeiden — ist cranial mit einer geraden Kante versehen, terminal und dorsal zeigt es einen Ausschnitt, in welchem das folgende Arcuale ruht. Ventral grenzt es an das 40. ventrale Arcuale und an das folgende, ohne mit einem von beiden zu verschmelzen.

Bezüglich der ventralen Bogenbildungen sei hier nachgeholt, dass das 39. Arcuale noch ganz das typische Verhalten aufweist und dass das 40. ungewöhnlich in die Länge gestreckt ist: nur mit seiner terminalen Hälfte steht es mit dem axialen Knorpelsegment in Beziehung.

Von der Chorda kann man bei der Betrachtung von außen nichts mehr entdecken. In ihrer Verlängerung findet sich nunmehr bis zum Ende des Achsenskelets der Knorpelstab, welcher in zahlreiche Segmente zerfällt — bei meinem Exemplar sind es 16 — um allmählich sich verjüngend in einer feinen Spitze zu enden.

Nach den wenigen Beobachtungen, die bisher über den Knorpelstab des Ceratodus vorliegen, sollte man meinen, dass hier jegliche Gesetzmäßigkeit des Achsenskelets aufhört. So bildet Günther an einem Endstab von 10 Segmenten 24 dorsale und 28 ventrale Bögen ab. Prüft man aber die Günther'schen Bilder genauer, so erhält man den Eindruck, dass sie mehr schematisch gehalten sind und nicht auf einer genauen Analyse der einzelnen Skeletelemente beruhen. Nur von der großen Variabilität des Endstabes im Ganzen geben sie ein anschauliches Bild, und in diesem Punkte muss ich Günther vollständig beistimmen. Zeigte doch mein zweites Exemplar sehr abweichende Verhältnisse vom ersten. Dennoch ist es wichtig, dass wie in dem von mir abgebildeten Falle eine gewisse Regelmäßigkeit hier vorkommen kann.

Im Allgemeinen haben die einzelnen axialen Knorpelsegmente eine Länge von ca. 1 cm, nur das letzte Stück ist bedeutend länger. Schmale senkrechte helle Streifen bezeichnen die Grenzen der Segmente. Die Beziehungen derselben zu den dorsalen Bögen gestalten sich regelmäßiger als die zu den ventralen. Das zweite Segment zeigt noch deutlich seine Zusammengehörigkeit mit dem Interarcuale des 41. Bogens, scheint aber zugleich das nächstfolgende Interarcuale in sich aufgenommen zu haben, da das 42. Arcuale dors. in einem

Ausschnitt dieses Segmentes ruht. Auch das 43. Arcuale, dem dritten Segment anlagernd, ist noch deutlich abgegrenzt; von da an jedoch verschmelzen die Arcualia gänzlich mit den Elementen des Knorpelstabes. Bis zum 14. Segmente lässt sich die regelmäßige Beziehung je eines dorsalen Bogens zu einem axialen Segmente deutlich nachweisen. Alsdann werden die Bögen sehr klein und bieten abweichende Zustände dar. Das Rückenmark bleibt in der ganzen Länge des Knorpelstabes erhalten.

Die ventralen Bögen verschmelzen vom zweiten axialen Segment an gänzlich mit dem Endstab. Am dritten konnte kein zugehöriger ventraler Bogen gefunden werden, doch zeigte der folgende Spuren einer basalen Gabelung, deren cranialer Theil sich so weit gegen das dritte Segment ausdehnt, dass ich in ihm einen Rest des fehlenden Stückes vermuthe. Vom vierten an tritt wieder größere Regelmäßigkeit auf, indem stets der ventralen terminalen Ecke des Segmentes ein ventraler Bogen aufsitzt. Die ventralen Bögen erhalten sich terminal weiter als die dorsalen. Das letzte Segment trägt noch vier solcher, allerdings sehr kleiner Gebilde, denen nur ein dorsales entspricht.

Bei dem zweiten Exemplar war der ganze Endstab so verkürzt und terminal derartig unregelmäßig gestaltet, dass ich nicht näher auf diesen Befund eingehe und nur erwähnen will, dass auch hier das Rückenmark bis zum Ende des Stabes reichte. In wie weit nun diese makroskopischen Verhältnisse sich für oder gegen eine Parallele der Knorpelstabsegmente mit Wirbelkörpern verwerthen lassen, kann erst nach Kenntnisnahme der mikroskopischen Bilder ausgeführt werden.

Die Schilderung der letzteren beginne ich mit der Region der Wirbelsäule, in welcher noch keine Störung in der Persistenz der Chorda zu verzeichnen ist. Am besten wird eine Vergleichung des auf Fig. 2 gegebenen Querschnittsbildes der Caudalregion des Protopterus mit dem entsprechenden Bilde von Accipenser ruthenus die Punkte zeigen, auf die es bei der Beurtheilung der Dipnoerwirbelsäule ankommt.

Eine solche Vergleichung ergiebt ohne Weiteres die Übereinstimmung in der Anordnung und Gestaltung der Theile, wobei von untergeordneten Differenzen, wie z. B. der geringen Entwicklung der longitudinalen Bandapparate bei Protopterus abgesehen werden kann.

Die wichtigste Änderung, die bei dem Dipnoer gegenüber dem Stör zu verzeichnen ist, beruht in der Ausbildung derjenigen Er-

scheinungen, die ich oben bei den Holocephalen konstatirte. Die Durchbrechungen der Elastica an den Bogenbasen sind deutlich ausgeprägt, und eben so zeigt sich das Einwuchern der Knorpelbestandtheile in die Chordascheide.

Dass sich in der letzteren Elemente finden, haben alle früheren Untersucher erkannt; woher dieselben abzuleiten seien, — diese Frage wurde in verschiedener Weise beantwortet. Am schärfsten präcisirt und auf Beobachtungen gestützt war die Meinung Hasse's, wonach die Elemente von der Chorda herstammen sollten. In seinen Beiträgen zur Stammesgeschichte der Wirbelthiere beschreibt Hasse von Protopterus, wie die peripheren Zellen der Chorda in die Scheide derselben einwandern sollen. Die Abbildungen, welche dies erläutern sollen, sind allerdings Alles weniger als überzeugend. Auf der einen (Fig. 19 Taf. II) sind die »ausgewanderten« Zellen so weit von der Chorda entfernt, dass es willkürlich erscheint, hier eine Beziehung beider zu einander anzunehmen, und auf der anderen Fig. 20 sind die angeblich sich entfernenden Elemente der Chorda so nahe, dass man sie noch gar nicht als in der Scheide befindlich ansehen kann und dass die Möglichkeit einer etwas schrägen Schnittführung keineswegs ausgeschlossen ist.

Die allgemeine histiologische Beurtheilung des Chordascheidengewebes ist bei Hasse sehr wenig klar, zumal da er den Hinzutritt von Knorpelelementen durch die Elastica sehr wohl kennt.

Lvoff ist bereits den Anschauungen Hasse's entgegengetreten und hat gezeigt, dass bei jungen Protopterus die Zellen in der inneren Hälfte der Chordascheide gänzlich fehlen. Auch meine Beobachtungen geben nicht den geringsten Anhaltspunkt für die chordale Herkunft der Scheidenzellen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass Hasse selbst seine frühere Meinung nicht mehr verfechten wird, nachdem er neuerdings bezüglich der Selachier seine Anschauungen so fundamental geändert hat.

Von den Durchbruchsstellen der Elastica aus verbreitet sich das zellige Material allmählich in der Chordascheide. Bei meinem Exemplar war nur noch eine schmale innere Zone der Scheide von Zellen frei; die Lvoff'sche Beobachtung, dass in früherem Stadium der zellenfreie Bezirk größer ist, ergänzt in sehr willkommener Weise meine Wahrnehmungen.

Die früheren Beobachter haben gar kein Gewicht gelegt auf die allgemeine Anordnung der Zellen in der Chordascheide, und doch ist dieser Punkt von großer Tragweite. Wenn die perichordalen

Elemente — für welche ich vorläufig den indifferenten Namen der Scheidenzellen (*zs*) beibehalten will — in das Innere der Scheide eindringen, so werden sie sich nicht beliebig in derselben verbreiten können. Mag man sich ihre Bewegung als eine aktive, oder was mir wahrscheinlicher ist, als eine passive, als eine allmähliche Lageverschiebung denken, in jedem Falle werden sie sich dem Boden anpassen müssen, den sie bereits in einer eigenthümlich differenzirten Weise vorfinden. Hier muss man sich der fibrillären Struktur erinnern, welche ich in meiner vorigen Mittheilung für die Chordascheide dargethan habe. Die einander schräg durchflechtenden Fasersysteme, welche bei Weitem den vorherrschenden Bestandtheil der Chordascheide ausmachen, sind bei Protopterus genau in derselben Weise entwickelt wie bei den Formen mit zellenloser Scheide, und diese Systeme zeichnen den Elementen die Bahn vor, auf welcher sie sich ausbreiten können. Aus diesem Grunde ist es verständlich, dass alle Scheidenzellen in schrägen Reihen angeordnet sind.

Bei Ceratodus tritt dies noch viel deutlicher hervor (Fig. 4). Hier erkennt man ohne Weiteres die Zellreihen, welche genau die fibrilläre Anordnung der Zwischensubstanz wiederholen. Nur in den äußersten und innersten Zonen der Chordascheide tritt dies Verhalten gegen eine mehr cirkuläre Anordnung zurück, da hier eben diese Fasersysteme vorherrschen.

Ein anderer Punkt, welcher sofort in die Augen fällt, ist die Anordnung der Scheidenzellen in Gruppen oder Nestern, die wiederum bei Ceratodus noch besser als bei Protopterus hervortritt. Hierin erinnern die Scheidenzellen an Knorpelzellen, und dass sie in der That solche darstellen, lehren die Stellen ihres Eintritts in die Chordascheide.

Hierfür liefert Protopterus ein vorzügliches Objekt, da alle Elemente bei dieser Form von einer relativ sehr bedeutenden Größe sind. Man erkennt dies schon daraus, dass die Abbildung, welche ich auf Fig. 3 von einer Durchbrechungsstelle der Elastica gegeben habe, bei ziemlich schwacher Vergrößerung gezeichnet ist, wobei die Einzelheiten der Kerne und der Zellformen mit einem starken System (Seibert Öl-Imm. $^1/_{12}$) kontrollirt wurden.

Das Übersichtsbild auf Fig. 2 zeigt, dass neben den Öffnungen der Elastica der Bogenknorpel dieser Haut ganz unmittelbar auflagert, dass somit das Bindegewebe der skeletoblastischen Schicht keine Beziehung zu der kritischen Stelle hat. Die Anordnung der

Knorpelzellen im basalen Theil des Bogens ist ziemlich regelmäßig derart, dass die Elemente gleichsam um einen idealen Mittelpunkt koncentrisch angeordnet sind. An den Durchbruchsstellen der Elastica haben sie gegen das Niveau der letzteren eine schräge, vielfach auch eine senkrechte Stellung mit ihren längeren Achsen. Bei stärkerer Vergrößerung findet man sie hier in allen Stadien des Durchtritts in die Chordascheide (Fig. 3).

Dabei zeigen die Knorpelzellen in einigen Punkten eine Modifikation, wenn sie die Elastica passirt haben. In dieser Beziehung fiel mir eine geringe Größenzunahme des Kernes als eine regelmäßige Erscheinung auf; auch weist das Chromatin eine mehr gerüstähnliche Anordnung auf, während die Kerne außerhalb der Elastica eine gleichförmige dunkle Färbung annehmen. Viel wichtiger ist jedoch die Gestaltveränderung, die sich sofort an den Zellen bemerkbar macht. Aus der ovalen oder rundlichen Form gehen sie in eine gestreckte, spindelförmige über. An allen denkbaren Übergangsstufen fehlt es nicht. Der Kern nimmt an dieser Modifikation Theil, indem er eine längliche, manchmal nahezu stabförmige Gestalt erhält. Vielfach ist erst ein Theil des Kernes in dieser Weise verändert. So gelangt man ganz allmählich von den typischen Knorpelzellen zu den »Scheidenzellen«.

Am schwersten histiologisch zu beurtheilen ist das Verhalten dieser Elemente zur Grundsubstanz. In unmittelbarer Nähe der Durchtrittsstelle sieht man noch eine dünne Zone von Knorpelgrundsubstanz die Zellen umhüllend, und hier tritt eine Mischung ein zwischen dem in der Chordascheide vorhandenen fibrillären Material und der Intercellularmasse des eindringenden Gewebes. Weiter chordal aber hält es sehr schwer zu entscheiden, ob noch eine Knorpelhülle die Zellen umgiebt, und ich habe mich vergeblich bemüht, durch Färbungen den Nachweis einer solchen zu erbringen. Hieraus kann jedoch kein Einwand gegen die Natur der Scheidenzellen als Knorpelzellen gebildet werden; dass diese Elemente gleichsam latent die Fähigkeit behalten, Knorpelgrundsubstanz abzuscheiden, geht aus den später mitzutheilenden Befunden hervor, und es sei daher nur darauf hingewiesen, dass bei den Holocephalen und Selachiern dasjenige sich ohne Weiteres zeigen lässt, wofür hier bei Protopterus vorläufig der strikte Beweis noch nicht erbracht werden kann.

Schon bei Ceratodus liegen hierin deutlichere Befunde vor. Auf dem von dieser Form abgebildeten Schnitte (Fig. 4) ist die Grenzzone

von echtem Knorpel und Chordascheidensubstanz viel ausgedehnter, und hier kann man vielfach Knorpelzellennester, von hyalinen Höfen umgeben, zwischen den Scheidenfibrillen finden. Weiter nach innen freilich ist dies nicht mehr der Fall.

Dennoch bieten die Dipnoer eine volle Bestätigung der Ansicht, dass die Scheidenzellen nichts Anderes als Knorpelzellen repräsentiren; beruht doch auf dem Erwachen ihrer Fähigkeit, Knorpelsubstanz zu bilden, die Umwandlung, welche das Achsenskelet an seinem terminalen Ende erfährt.

Dass die Durchsetzung der Chordascheide mit Knorpelzellen nur einen vorbereitenden Schritt für die gänzliche »Chondrifikation« der axialen Theile darbietet, erkennt man, wenn man den Anfang des Knorpelstabes auf Querschnitten untersucht. Ein solcher ist auf Fig. 6 von dem zweiten Exemplar abgebildet. An diesem hatte übrigens die Chordascheide schon in einiger Entfernung cranial vom Endstab eine deutlich knorpelige Beschaffenheit angenommen.

Wie der Schnitt durch die kritische Region lehrt, ist die Chorda keineswegs mit einem Schlage geschwunden. Sie ist gleichsam im Kampfe mit dem umgebenden Gewebe erlegen und ihre Reste zeigen deutlich, welche Processe sich hier abspielen.

Die Chorda ist in zahlreiche Stränge zerschnürt. Jeder derselben zeigt noch die typische Struktur und ist von einer dünnen Schicht unveränderter Scheidensubstanz umgeben. Rings um das ehemalige Gebiet der Chorda sieht man in zahlreiche einzelne Stücke zerlegt die Reste der Elastica (*E*), und wo früher die Chordascheide mit den Scheidenzellen sich fand, da liegen Knorpelzellennester mitten in den Resten der fibrillären Scheidensubstanz. Die größeren Chordareste zeigen bereits Spuren davon, dass eine neue Zerschnürung sich bei ihnen anbahnt. Von einem Punkte der Peripherie aus dringt das Knorpelmaterial vor, die Reste der unveränderten Scheidensubstanz vor sich herschiebend. Indessen hat sich auch außen von der Elastica der Knorpel so weit ausgedehnt, dass eine vollständige Vereinigung der dorsalen und ventralen Bögen mit einander erfolgt ist[1].

Das Ende dieser Vorgänge ist der völlige Schwund der Chorda. Auf Querschnitten weiter terminal gelegener Theile des Knorpel-

[1] Eine kurze Erwähnung des ähnlichen Bildes von Protopterus findet sich bei Wiedersheim (pag. 69).

stabes konnte weder bei Ceratodus noch bei Protopterus eine Spur der Chorda entdeckt werden.

Nach der Schilderung der thatsächlichen Befunde bei Dipnoern erhebt sich die Frage, wie wir die Zustände derselben im Allgemeinen bezüglich des Knorpelstabes zu beurtheilen haben und ferner, welche Punkte in der Geschichte der Wirbelsäule dadurch beleuchtet werden.

Dass alle Vorgänge, durch welche das Achsenskelet von niederen Zuständen auf eine neue Stufe der Vervollkommnung sich erhebt, überaus langsam unter der allmählichen Einwirkung der umgebenden Theile auf die Chorda und ihre Scheide sich vollzogen haben werden, wird Niemand bestreiten wollen. Wie die Beeinflussung der Elastica durch den Bogenknorpel zu denken sei, habe ich oben bei Chimaera gezeigt. Als eine Folgeerscheinung der ausgiebigen Eröffnung der Elastica müssen wir das Eindringen von Knorpeltheilen in die Chordascheide beurtheilen. Wie überaus wichtig der hiermit gethane Schritt war, sehen wir daraus, dass viele Formen, wie die Ganoiden und Teleostier, sich niemals über das Stadium der zellenlosen Chordascheide erheben, wodurch ihnen eine ganz andere Entwicklungsbahn des Achsenskelets vorgezeichnet ist als diejenige der Dipnoer.

Dass nun bei diesen an einem Theil der Wirbelsäule die Chondrifikation der Chordascheide zur Entstehung eines neuen Gebildes führt, können wir aus den örtlichen Verhältnissen des Knorpelstabes verstehen. Hierfür ist es von Wichtigkeit, sich daran zu erinnern, dass gerade bei den Dipnoern die große allgemeine Körperflosse in primitiver Weise erhalten bleibt und dass somit der Caudaltheil ihrer Wirbelsäule in höherem Maße für die Lokomotion des Ganzen verwerthet wird als bei Formen, welche eine in einzelne Abschnitte gegliederte Flosse besitzen. Für diesen terminalen Theil der Wirbelsäule hat die Chorda nicht die Bedeutung, welche sie in weiter cranial gelegenen Theilen sich zu behaupten vermag. Ein elastischer nachgiebiger, zu seitlichen Schwingungen geeigneter Stab erfüllt hier seinen Zweck viel besser, als ein komplicirtes Achsenskelet.

Fragen wir uns nun, wie eine solche vor sich gegangen sein wird, so können wir nicht annehmen, dass mit einem Schlage die Neuerung eingetreten ist; es wird vielmehr zuerst lokal und zwar am meisten terminal das in der Chordascheide angehäufte Knorpelmaterial sich auf Kosten der Chorda stärker entwickelt haben, und

von da aus hat allmählich dieser Process sich in cranialer Richtung verbreitet.

Da ich zeigen konnte, dass die Interarcualia an der Bildung des Knorpelstabes einen hervorragenden Antheil haben, so ist es wahrscheinlich, dass ihre Abgliederung von den Arcualien der erste, die axiale Knorpelbildung von den Interarcualien aus der zweite Schritt war, der zur Bildung des Endstabes führte.

Damit ist der Boden gesichert für die Beurtheilung der so überaus variablen Befunde des Endstabes. Wo eine größere Regelmäßigkeit der einzelnen Segmente in ihren Beziehungen zu den Bogenbildungen angetroffen wird, da dürfen wir den primitiveren Zustand annehmen gegenüber der Regellosigkeit anderer Befunde. Liegt es doch auf der Hand, dass es nach der Ausbildung des Knorpelstabes wenig mehr auf weitere Modifikationen ankam und dass wir uns jene Zustände eines sehr verkürzten Endstabes, wie GÜNTHER sie beschreibt und wie ich sie ebenfalls sah, wohl von einem solchen ableiten können, wie ich ihn auf Fig. 5 dargestellt habe, während eine umgekehrte Ableitung einfach undenkbar wäre.

Liegt nun auch in diesen Veränderungen des Achsenskelets in einer Hinsicht eine Reduktion vor, so dürfen wir doch nicht verkennen, dass durch dieselbe etwas Neues und für den speciellen Zweck besser Geeignetes geschaffen wird. Aber nicht bloß für die speciellen Verhältnisse, auch im Allgemeinen wird ein Fortschritt angebahnt. Kommt es doch hier bei Thieren, welche bisher keine axiale Gliederung des Skelets besaßen, zur Ausbildung einer solchen, die freilich unvollkommen, doch bei weiter Ausdehnung im Achsenskelet einen Fortschritt bedeuten würde; was hier für einen Theil von Nutzen ist, würde auch dem Ganzen nützlich sein können, da eine reiche Gliederung, eine größere Mannigfaltigkeit der Bewegungen dadurch ermöglicht wird.

Dass die axialen Segmente der Caudalwirbelsäule der Dipnoer nicht Wirbelkörper genannt werden dürfen, ist klar; wir entlehnen diesen Begriff höher entwickelten Zuständen und können ihn daher nicht ohne Weiteres auf niedere übertragen. Dass sie aber Stadien der Entwicklungsbahn bedeuten, auf welcher sich Wirbelkörper anbahnten, können wir nicht von der Hand weisen. Man kann sie gleichsam als Versuche betrachten, als unvollkommene Anfänge, wie sie bei der Umbildung eines jeden Organs auftreten.

Diese Auffassung stimmt vollkommen überein mit dem Urtheil, welches man im Allgemeinen über die Dipnoer fällen muss.

Dass sie uralte Reste einer vergangenen Formenwelt repräsentiren, geht aus ihrer ganzen Organisation hervor, dass sie aber von alten Zuständen aus sich ganz einseitig entwickelt haben, wird Niemand verkennen, der mit der Morphologie vertraut ist.

Der Werth des Dipnoerbefundes liegt also nicht darin, dass wir von ihm aus direkt andere Zustände ableiten dürfen, sondern darin, dass uns gleichsam ein Blick in das allmähliche Werden von Organen eröffnet wird, welche uns bei anderen Formen in vollendeter Abgeschlossenheit entgegentreten.

II.

Vollendung chordaler Knorpelwirbel.

Durch die hohe Differenzirung ihres Achsenskelets entfernen sich auf den ersten Blick die Selachier weit von den bisher betrachteten Formen und dennoch besteht ein naher Connex zwischen denselben.

Dass dieser Zusammenhang bisher keineswegs richtig gewürdigt wurde, hat seinen Grund in der Art und Weise, mit welcher die neueren Forscher wie Goette, Rabl und Hasse den Gegenstand behandelten.

Die Anschauungen Goette's habe ich bereits früher für die ersten Stadien der Wirbelsäule zurückgewiesen. Eine genaue historische Zusammenstellung der Litteratur über die späteren Stadien findet man in Hasse's neuester Mittheilung. Hier sind auch neue Beobachtungen über die Entwicklung der Selachierwirbelsäule niedergelegt, aber eine morphologische Beurtheilung der vorgebrachten Thatsachen fehlt hier eben so wie in Rabl's neuester Arbeit. Eine solche morphologische Betrachtungsweise ist aber gerade hier unentbehrlich. Ohne die vergleichende Anatomie kann die Ontogenese nicht den einfachsten Vorgang verständlich machen. So lässt denn die knappe Beschreibung der Ontogenese, welche Hasse giebt, über die wesentlichen Punkte im Unklaren und geht kaum über das von Schneider bereits richtig Erkannte hinaus. Schwierigere Punkte, wie das von Goette behauptete Fehlen einer Elastica bei den Rochen, werden von Hasse gar nicht berührt.

Dennoch ist die neueste Arbeit Hasse's werthvoll. Sie korrigirt die früheren Ansichten dieses Autors und enthebt mich der Mühe, auf jene einzugehen. Nur darin liegt eine neue Schwierigkeit, dass

Hasse aus seinen neuen und richtigeren Befunden die histologischen Konsequenzen über den Bau der Selachierwirbel gar nicht zieht; erscheint doch nunmehr die eigenthümliche Knorpelstruktur der Selachierwirbel in einem ganz anderen Lichte. Obwohl er annimmt, dass die »Intercuticularschicht«, »einen wesentlichen Bestandtheil der Wirbelkörper« bildet, glaubt er doch »auf diese Schlussvorgänge hier nicht weiter« eingehen zu müssen, da er sie in seinem »großen Werke über ‚das natürliche System der Elasmobranchier' systematisch, paläontologisch und phylogenetisch verwerthet« habe.

Durch die Lockerung des Fundamentes wird die Festigkeit des Gebäudes nicht gerade erhöht. Dies gilt weniger von den paläontologischen Befunden, die in jedem Falle ihren Werth behalten, als von den histologischen Verallgemeinerungen über die Grundsubstanz des Knorpelgewebes und von den weitgehenden Schlüssen, welche Hasse in den Beiträgen zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbelthiere über die Stellung der Fischgruppen zu einander zieht. Viele derselben sind der Basis beraubt und die Schemata auf Taf. III sind gänzlich bedeutungslos geworden.

Somit ist denn eine erneute Bearbeitung der Selachierwirbelsäule durch die neueste Publikation nicht nur nicht überflüssig geworden, sondern stellt mehr als vordem ein Desiderat dar.

Indem ich von dem thatsächlichen Verhältnisse nur das hervorhebe, was für die Beurtheilung des Ganzen unentbehrlich ist, gebe ich zunächst eine kurze Übersicht der Ontogenese, um sodann die Phylogenese der Selachierwirbelsäule darzulegen.

Ich nehme die Schilderung der Ontogenese an dem Punkte auf, wo ich sie in meiner vorigen Mittheilung verließ. Dort zeigte ich von Mustelus (laevis und vulgaris) den Urzustand, welcher dem erwachsenen der Knorpelganoiden entsprach. Die beiden Häute um die Chorda hat jetzt auch Hasse erkannt. Die »Chordascheide« nennt er Cuticula chordae, die »Elastica« Cuticula skeleti.

Die Überführung dieses Zustandes in den erwachsenen lässt Hasse so geschehen, dass von dem perichordalen Gewebe aus eine besondere Schicht einwächst, die »Intercuticularschicht«, wie er sie nennt. Durch diese sollen die beiden Häute von einander abgehoben werden.

Die Embryonen von Mustelus laevis und vulgaris stimmen mit einander in allen wesentlichen Punkten überein. Da das Material der letzteren Species besser konservirt war, so halte ich mich für die Details an diese.

Dass die Elastica ursprünglich eine nahezu vollständig geschlossene Hülle darstellt, hat Hasse nicht betont. Er spricht nur von den Durchbrechungen, die sie an den Bogenbasen darbietet. Diese gewinnen erst allmählich eine größere Ausdehnung und spielen weiterhin eine wichtige Rolle.

Wie Schneider und Hasse ganz richtig erkannt haben, treten von den Bogenbasen aus Zellen durch die Elasticafenster in die Chordascheide ein, aber ich kann nicht mit Hasse diese Elemente als eine besondere Schicht auffassen. Was für Zellen es sind, um die es sich hier handelt, davon erwähnt Hasse kein Wort.

An Embryonen von 3 cm Länge kann man auf einer Schnittserie der Caudalregion alle Stadien des in Rede stehenden Processes erhalten, wenn man cranialwärts vorschreitet.

Die knorpeligen Bogenbasen, bereits durch die beginnende Abscheidung der Grundsubstanz deutlich von dem umgebenden Gewebe gesondert, stoßen unmittelbar an die Elastica. Gegen die Außenfläche derselben stehen sie mit ihren länglichen Kernen quer oder schräg gerichtet. Namentlich an den Öffnungen der Elastica ist dies deutlich (Fig. 8). Hier nun schieben sich einige derselben durch die Elasticafenster in die Chordascheide. Das erste Stadium dieses Vorganges hat Hasse nicht richtig abgebildet. Auf seiner Fig. 7 sieht man zwar die betreffenden Eindringlinge, aber es hat den Anschein, als ob erst durch sie überhaupt die Elastica von der Chordascheide unterscheidbar würde. Wo keine solchen Zellen liegen, da ist ein einheitlicher Saum von sehr geringer Dicke um die Chorda gezogen und an den kritischen Stellen ist das Verhältnis der Hasse'schen »Intercuticular«schicht zu den Knorpelbogen undeutlich. Und doch ist es gerade für die Beurtheilung dieser »Schicht« sehr wesentlich zu konstatiren, dass schon vor dem Eindringen der Zellen die Chordascheide eine nicht unbeträchtliche Dicke besitzt, wie ich schon früher gezeigt habe. Nur unter Berücksichtigung der Beschaffenheit der Chordascheide wird der ganze Vorgang verständlich. Die Chordascheide hat bereits einen fibrillären Zerfall und ist derselbe auch noch sehr wenig deutlich, so erkennt man doch seinen Einfluss an der eigenthümlichen Gestaltveränderung, welche die Knorpelzellen bei ihrem Durchtritt durch die Elastica erfahren. Sowie sie nämlich das Niveau der letzteren passirt haben, strecken sie sich in die Länge und schieben sich in tangentialer Richtung unter die benachbarten kontinuirlichen Partien der Elastica. Oft findet man Zellen, welche zum Theil noch außerhalb der Elastica liegen, zum Theil

bereits eingedrungen sind (Fig. 8 bei *A*). Solche Elemente sind in sich selbst abgeknickt. Der äußere Theil steht schräg gegen die Oberfläche der Elastica, der innere steht schon tangential. Der Kern ist, so lange er außerhalb der Elastica liegt, noch rundlich, sowie er sie passirt hat wird er länglich. Diese Formveränderung ist nicht aus der Raumbeschränkung erklärlich, in die der Kern geräth, denn der Abstand der Elastica von der Chorda würde ihm Spielraum gewähren, eine mehr rundliche Form zu bewahren, wenn nicht in der Chordascheide selbst eine Differenzirung bestände, welcher die Zelle und ihr Kern sich anpassen müssen. Sie schieben sich zwischen den Fibrillen der Chordascheide vor. Nur von diesem Gesichtspunkt aus werden die weiteren Bilder erklärlich, welche so vielfach von Goette u. A. gezeichnet worden sind, dass ich sie als bekannt voraussetzen kann (vgl. auch Textfig. 1). Auch hat Hasse auf diesen späteren Stadien die Zellen bei ihrem Eintritt in die Chordascheide richtiger wiedergegeben (vgl. seine Fig. 11 und 12).

Von den vier Punkten der Bogenbasen aus die Chordascheide occupirend, gewinnen die eindringenden Zellen allmählich Anschluss an einander. Nach meinen Beobachtungen geschieht der Eintritt an den vier Punkten ziemlich gleichzeitig (Fig. 9), aber allerdings ist stets im Bereich der Ventralbogen der Process weiter vorgeschritten als dorsal. Demgemäß wird auch die Vereinigung der ventralen Herde unter einander (wie Schneider bereits erkannte) zuerst erzielt, dann vereinigen sich die dorsalen mit einander und alsdann erst bilden alle vier eine zusammenhängende Lage.

In dem Maße, als die Einwanderung weiter fortschreitet, wird der Abstand zwischen der Elastica und der Chordaoberfläche größer, aber auch hier kann man nicht davon sprechen, dass die beiden Scheiden von einander abgedrängt würden. Vielmehr nimmt die Chordascheide gleichmäßig an Dicke zu und zeigt immer deutlicher die charakteristische fibrilläre Struktur. Zwischen den Fibrillen erstrecken sich die Zellen anscheinend koncentrisch hin, doch bei genauerer Betrachtung eine leicht schräge Anordnung aufweisend.

Diese Anordnung der Scheidenzellen ist von keinem der früheren Untersucher bemerkt worden; namentlich auf den späteren Stadien ist sie unverkennbar (Textfigur 1). Der Winkel, in welchem die schrägen Systeme der Fasern und damit auch der Zellen sich schneiden, ist sehr spitz. Die Zellen sind stets in sehr großer Zahl vorhanden, bilden immer Reihen, in denen sie hier und da näher an einander sich anschließen.

Nur der innerste Theil der Chordascheide bleibt von Elementen ganz frei und stellt nun dasjenige dar, was frühere Untersucher (Kölliker, Gegenbaur, Goette) als Elastica interna oder Limitans interna bezeichneten. Das Charakteristische dieser Zone ist wesentlich negativer Natur durch das Fehlen von Elementen, eine elastische Eigenschaft kommt ihr nicht zu.

Indem von außen immer neue Elemente eintreten und indem die bereits eingedrungenen sich vielfach theilen, wird eine beträchtliche Dicke der zelligen Chordascheide erreicht und so ein Stadium erreicht, welches bei 3,5 cm langen Embryonen von Mustelus vulgaris und in ganz gleicher Weise bei viel größeren (10 cm langen) Heptanchus in der ganzen Länge der Wirbelsäule besteht. Gerade die Untersuchung der letzteren ergab sehr instruktive Bilder, da die Knorpelmassen der Bögen bereits vollständig differenzirt waren. Hier konnte an der Beziehung der Scheidenzellen zum Knorpel kein Zweifel bestehen. Die allmählichen Übergänge boten sich in derselben Weise dar wie bei Protopterus. Auch zeigten die Heptanchus deutlich die fibrilläre Struktur der Scheide. Damit ist das Ende eines Stadiums erreicht, welches durch folgende Eigenschaften charakterisirt wird:

Die gleichmäßig persistente Chorda ist von einem überall gleich dicken Cylinder umgeben, welcher in einer fibrillären Masse Zellen enthält und nach außen theilweise durch die Elastica externa umschlossen wird.

Wenn wir diesen Zustand phylogenetisch zu deuten suchen, so müssen wir seine Übereinstimmung mit dem erwachsenen Zustand anderer Fische berücksichtigen. Unter diesen bieten die Holocephalen den nächsten Anschluss an die Selachier dar, und in der That kann man das in Rede stehende Selachierstadium geradezu als eine Rekapitulation des Chimaerazustandes auffassen. Zeigt doch dies »Holocephalenstadium« in der Beschaffenheit der perichordalen Theile die größte Ähnlichkeit mit Chimaera- und damit zugleich auch mit den Dipnoerbefunden.

Dass bei allen diesen Formen die Elastica eine typische Bildung sei, habe ich früher gezeigt. Nehmen wir daher diese Haut als Ausgangspunkt, so müssen wir die ganze nach innen davon gelegene Gewebsmasse der Chordascheide bei Chimaera gleichsetzen. Zu diesem Schluss drängt sowohl die Vergleichung der Holocephalen mit dem Stör, als auch die Rekapitulation dieses Störzustandes durch die Selachier.

Von diesen Gesichtspunkten aus gelangen wir zu einer richtigen Beurtheilung der Ontogenese bei den Selachiern.

Zwei ursprünglich ganz gesonderte Processe sind hier ontogenetisch vereinigt.

Der erste ist gegeben durch die Dickenzunahme der Chordascheide. Dass diese phylogenetisch ohne Zuthun der Scheidenzellen erfolgen konnte, zeigen die Befunde bei Cyclostomen und Stören, und die Verhältnisse bei Chimaera machen es wahrscheinlich, dass die Selachier von Formen mit ziemlich dicker Chordascheide abstammen.

Der zweite Process besteht in der Einwanderung der Scheidenzellen. Dieser ist viel jünger als der erste. Setzt doch die Eröffnung der Elastica durch den Bogenknorpel eine lange dauernde Wechselbeziehung der Theile auf einander voraus. Demgemäß werden zunächst die äußeren, dann die inneren Partien der Chordascheide mit Zellen durchsetzt worden sein, wie das ja durch die Beobachtungen Lvoff's an Protopterus und durch den erwachsenen Zustand der Holocephalen und Dipnoer bestätigt wird.

Dass diese Processe bei den Selachiern nicht gesondert auftreten, erklärt sich aus der hohen Bedeutung, welche bei ihnen der zweite erlangt hat. Die Rekapitulation der Phylogenese wird ja stets durch die Bedeutung gewisser Theile im fertigen Zustand in dem Sinne beeinträchtigt, dass wichtige neue Erwerbungen ontogenetisch gemeinsam mit uralten Errungenschaften auftreten. Im vorliegenden Falle ist die Kombination der beiden Vorgänge so vollständig geworden, dass die Bildung von Scheidensubstanz von der Chorda aus und der Eintritt von Zellen in dieselbe von den Bögen aus vollständig gleichen Schritt mit einander halten.

Von großer Wichtigkeit ist es zu erfahren, ob diese ontogenetischen Processe sich bei allen Selachiern in gleicher Weise abspielen. In dieser Beziehung war es mir werthvoll, eine Schnittserie von Torpedo ocellata zur Vergleichung heranziehen zu können, welche mein Kollege Maurer angefertigt hatte. Die jüngsten Embryonen von Torpedo, welche ich untersuchte — solche von 7 mm Länge — zeigten das Sklerotom zur Seite der Chorda in den verschiedenen Stadien der Auflösung, welche Rabl bei Pristiurus beschrieben hat.

Die Chorda wird von wenigen großen, noch nicht sehr stark

vakuolisirten Elementen gebildet. Sie ist von den beiden Membranen umgeben, welche ich bei Mustelus in etwas älterem Stadium beschrieb. Beide sind sehr zart. Die innere oder Chordascheide lässt sich noch kaum vom Protoplasma der Chordazellen sondern. Die äußere oder Elastica ist zwar sehr dünn, aber doch unverkennbar und hängt mit den umgebenden Theilen zusammen. Von diesen stellen die hellen auf dem Querschnitt dreieckigen Stellen, welche sich dorsal zwischen Chorda, Rückenmark und Sklerotom, ventral zwischen Chorda, Hypochorda, Aortenwandung und Sklerotom finden, offenbar Theile der noch zellenlosen skeletoblastischen Schicht dar. Nach den Bildern, welche Rabl von diesen Stellen giebt, könnte man glauben, dass sie lediglich dem mangelnden Anschluss der Theile an einander ihre Entstehung verdanken. Dagegen spricht aber eine überaus zarte faserige Struktur, welche sich in denselben nachweisen lässt. Somit ist die Ausbreitung der Sklerotomelemente im Bereich dieser Stellen das letzte Stadium des Processes, welches den Organismus aus dem Amphioxusstadium in dasjenige der zellenhaltigen skeletoblastischen Schicht überleitet. Diese, aus anscheinend gleichartigen embryonalen Zellen gebildet, umhüllt in dem folgenden Stadium die Chorda allseitig.

Bei Embryonen von 15 mm Länge ist bereits in der Caudalregion eine Differenzirung in der skeletoblastischen Schicht eingetreten. Von den Chordahüllen ist jetzt gar kein, auch nur annähernd so klares Bild mehr zu erhalten wie bei den Squaliden. Ein zarter Saum überkleidet die Chordazellen, und in der unmittelbaren Nähe dieses Saumes bieten die perichordalen Zellen, wie ich sie zunächst bezeichnen will, eine Modifikation dar. Zu beiden Seiten der Chorda stellen sie eine Schicht in tangentialer Richtung angeordneter platter, dicht an einander geschlossener Elemente dar. Dorsal- und ventralwärts schiebt sich die Schicht mit immer mehr abgeplatteten Zellen um die Chorda herum. Weiter cranial bilden sie eine vollständige »Zellenhülle« der Chorda. Abgesehen von der Form und Anordnung ist diese Schicht nur schwer gegen die Umgebung abzugrenzen. Allerdings sieht man hier und da einen zarten hellen Saum nach außen von der Schicht, doch ist dies kein regelmäßiger Befund.

Indem nun allmählich die Bogenbildungen sich schärfer von der Umgebung absetzen, zeigen sie eine auffällige Beziehung zu der zelligen Chordahülle. Entsprechend den Anlagen der knorpeligen Bogenbasen stehen bei 2,2 cm langen Embryonen einige Bogenzellen schräg gegen die Oberfläche der Chorda und vermitteln den Über-

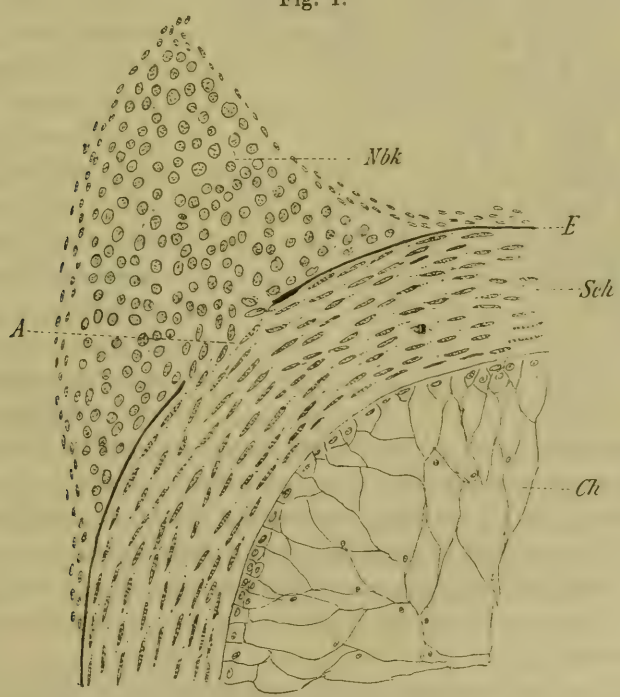
gang des Bogenknorpels zur zelligen Chordahülle genau in derselben Weise, wie bei Mustelus diejenigen Elemente, welche die Elasticaöffnungen passiren.

Die Richtigkeit dieser Parallele zeigt sich in dem Vorhandensein einer Elastica, welche jetzt deutlicher als auf dem vorigen Stadium, namentlich unter dem Rückenmark, die zellige Chordahülle umgrenzt. Doch ist sie auch hier so zart, dass sie nur bei starken Vergrößerungen dem speciell danach Suchenden auffällt.

Könnte daher, nach diesen Stadien zu urtheilen, die Annahme einer bedeutenden Verschiedenheit zwischen Torpedo und Mustelus wohl vertheidigt werden, so wird die Kenntnis der späteren Zustände anderen Ansichten Boden verleihen.

Je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so mehr lenkt sie bei Torpedo in Bahnen ein, welche dem Squalidenbefunde nicht mehr fremd gegenüber stehen.

Fig. 1.

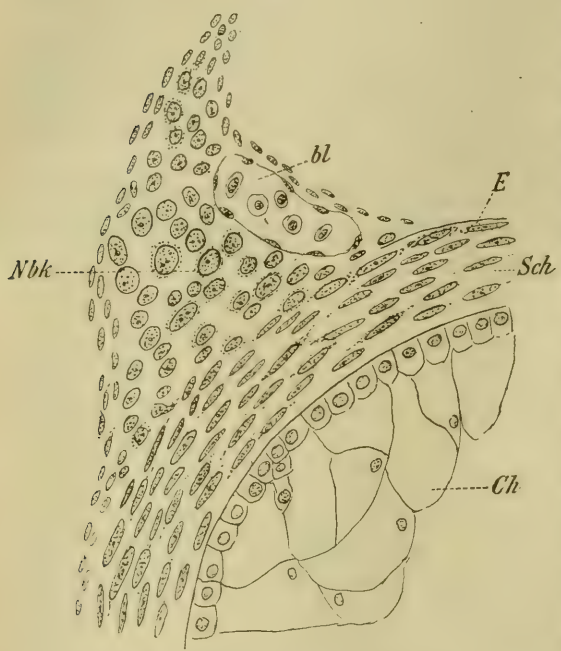


Querschnitt der Wirbelsäule eines 4 cm langen Mustelus vulgaris. Bezeichnungen siehe Tafelerklärung. Vergr. $^{300}/_{1}$.

Dafür bieten die Querschnitte von 2,6 cm langen Torpedo sehr instruktive Bilder. Am Caudalende findet man die zellige Hülle des

vorigen Stadiums wieder, jedoch nicht mehr von einer Lage gebildet. Etwa vier bis fünf koncentrische Ringe, aus langgestreckten spindelförmigen, mit stabförmigen Kernen versehenen Elementen umgeben die Chorda. Nur ein schmaler Saum an der Peripherie der letzteren bleibt von Zellen frei.

Fig. 2.



Querschnitt der Wirbelsäule einer 2,6 cm langen Torpedo ocellata. *bl* Blutgefäß. Elastica reducirt. Vergr. $^{320}/_{1}$.

Den Theil eines Querschnittes von einer etwas weiter cranial gelegenen Stelle habe ich auf Textfigur 2 wiedergegeben. Eine Vergleichung dieses Bildes mit dem entsprechenden Stadium bei Mustelus (Textfigur 1) lässt keinen Zweifel über die wesentliche Übereinstimmung beider.

Was ich bisher als »zellige Chordahülle« bei Torpedo bezeichnete, ist nichts Anderes als die Chordascheide von Mustelus. Wie bei letzteren finden sich auch bei Torpedo die Scheidenzellen in der so außerordentlich charakteristischen Form und Anordnung; sie sind allerdings wie alle Elemente von Torpedo relativ größer als die von Mustelus, aber sie zeigen dennoch die eigenthümliche Beschaffenheit der Kerne. Die Grundsubstanz der Scheide hingegen tritt bei Torpedo noch mehr gegen die Elemente zurück als bei Mustelus. Ihren Einfluss giebt sie jedoch durch die Anordnung der Elemente zu erkennen.

An den Bogenbasen zeigen sich allmähliche Übergänge der Knorpelelemente in Scheidenzellen, doch sucht man vergeblich nach den gleichsam in sich abgeknickten Zellen des Mustelus, welche das Passiren der Elastica so deutlich vor Augen führten. Dies liegt daran, dass die Elastica auch jetzt sehr schwach entwickelt ist.

Wer nicht genau darauf achtet, wird sie gar nicht bemerken. Nur genau dorsal und ventral von der Chorda ist es möglich, sie in größerer Ausdehnung nachzuweisen.

Die schon jetzt offenbare Übereinstimmung der Rajiden mit den Squaliden wird auch durch alle späteren Entwicklungsvorgänge vollkommen bestätigt.

Ohne Zweifel würde ein Forscher, welcher von den Torpedo aus die Selachierwirbelsäule zu beurtheilen suchte, zu ganz anderen Resultaten gelangen als derjenige, welcher auf die Squaliden das Hauptgewicht legt. Es lohnt daher der Mühe, sich zu fragen, welcher Untersucher zu den richtigeren Anschauungen gelangen würde. Halten wir uns hierbei zunächst lediglich an die ontogenetischen Thatsachen, so wird Niemand bestreiten, dass die Bilder bei Torpedo für sich nicht leicht verständlich sind. Der exakte Beobachter würde die Elastica vollständig ignoriren als eine ganz unwichtige und undeutliche Bildung. Als Chordascheide würde er von Anfang bis zu Ende den zarten Saum auffassen, welcher der Chorda unmittelbar aufliegt. Die Ringschicht, in welcher später die Wirbelkörper entstehen, würde für ihn ein Differenzirungsprodukt der skeletoblastischen Schicht sein.

Wenn sich aber der hypothetische Untersucher nicht ganz mit der reinen Beschreibung des »Thatsächlichen« begnügen wollte, so müsste er sich vor Allem die Frage vorlegen, wie es denn kommt, dass jene Ringschicht mit ihren so charakteristischen Elementen sich von dem übrigen Gewebe sondert; hierfür dürfte er schwerlich aus seinem Objekt heraus eine Antwort finden. Hat er vergleichend-anatomische Kenntnisse und kennt er den Urzustand der Fischwirbelsäule, so wird er vergeblich bei Torpedo den Verbleib der Chordascheide und Elastica zu ergründen suchen, und mit dem Resultat, dass hier eben ganz andere Zustände als bei den übrigen Fischen vorliegen, würde er das Ende des Weges erreicht haben, welchen die einseitige Beschränkung auf das Objekt vorzeichnet.

Vergleicht man den Entwicklungsgang von Torpedo mit dem von Mustelus, so kann in allen Punkten der letztere als Ausgangspunkt für die Ableitung des ersteren dienen und nicht umgekehrt. Was bei Mustelus gut entwickelt ist, erscheint bei Torpedo undeutlich, was bei Mustelus leicht übersichtlich und klar vorliegt, erscheint in schwachen Anklängen bei Torpedo wieder. Geht man von den späteren Stadien aus allmählich auf die Anfänge zurück, so wird man die Ausbildung der einzelligen Chordahülle von Torpedo auf

die Einwanderung von Elementen in die Chordascheide ableiten können, während der umgekehrte Weg gänzlich verfehlt sein würde. Schließlich ergiebt sich auch in dem frühesten Torpedostadium die Übereinstimmung mit dem Mustelusbefund.

Die ganze Differenz zwischen dem Vertreter der Squaliden und den Rajiden lässt sich dahin zusammenfassen, dass die Einwanderung von Knorpelzellen in die Chordascheide in immer frühere Stadien zurückverlegt wurde, dass damit die Rekapitulation einer zellenlosen Chordascheide mehr und mehr verwischt wurde und dass zugleich die Elastica einer Reduktion verfiel. Somit stellt Torpedo die spätere, Mustelus die frühere Etappe auf dem Wege der allmählichen Fixirung von Vorgängen, die einst in der Vorfahrenreihe bei erwachsenen Formen erworben wurden.

Diese Auffassung der Ontogenese stimmt aufs schönste überein mit der Stellung des ganzen Organisationsplanes der Rochen zu demjenigen der Haie. Bieten doch in allen Punkten des erwachsenen Zustandes die Haie das primitivere, die Rochen das veränderte, vom ersteren ableitbare Verhalten dar.

Wer von den Rochen ausgeht, wird somit große Gefahr laufen, zu gänzlich falschen Resultaten zu gelangen, und ich zweifle nicht, dass von diesen Formen aus die Goette'schen Anschauungen erklärlich sind, welche trotz ihrer Unrichtigkeit lange Zeit hindurch die herrschenden waren.

Die Wahl des Untersuchungsobjekts spielt bei ontogenetischen Forschungen eine große Rolle. Wer sich nicht vollkommen klar ist über die Stellung der Form, deren Ontogenese er zu allgemeineren Schlüssen verwerthen will, wird auch durch die genauesten Beobachtungen mehr schaden als nützen.

Noch in einem anderen Punkte sind die Torpedobefunde lehrreich und werden sich bei späteren Mittheilungen werthvoll erweisen. Sie zeigen, dass das Gebiet der Chordascheide von der Umgebung scharf abgesetzt sein kann, auch wenn die Elastica geschwunden ist. Für die Bestimmung einer auf dem Boden der Chordascheide sich aufbauenden Gewebslage ist die Form und die Anordnung der Elemente von größerem Gewicht, als die Abgrenzung einer solchen Schicht nach außen hin durch die Elastica.

Die zweite Periode in der Entwicklung der Selachierwirbelsäule ist gegeben durch die Ausbildung der Wirbelkörper. Dieser Vorgang ist nach dem Vorangehenden sehr einfach zu verstehen, er besteht darin, dass die Chordascheidenzellen lokal ihre Grundsubstanz bildende Thätigkeit in erhöhtem Maße entfalten.

Den besten Aufschluss über diese neue Erscheinung geben horizontale Längsschnitte durch Embryonen von Mustelus laevis, welche eine Länge von 4,5 cm erreicht haben. Der auf Textfigur 3 abgebildete Schnitt ist der Schwanzregion entnommen. Die Elastica bezeichnet deutlich die äußere Abgrenzung der Chordascheide. In dieser sieht man überall die Kerne der Scheidenzellen, welche ihrer Anordnung gemäß sämmtlich quer getroffen sind und daher als Punkte erscheinen. Im perichordalen Gewebe sieht man die regelmäßige Abwechslung der Spinalganglien mit den Arterien, welche den Intermuscularsepten zugehören.

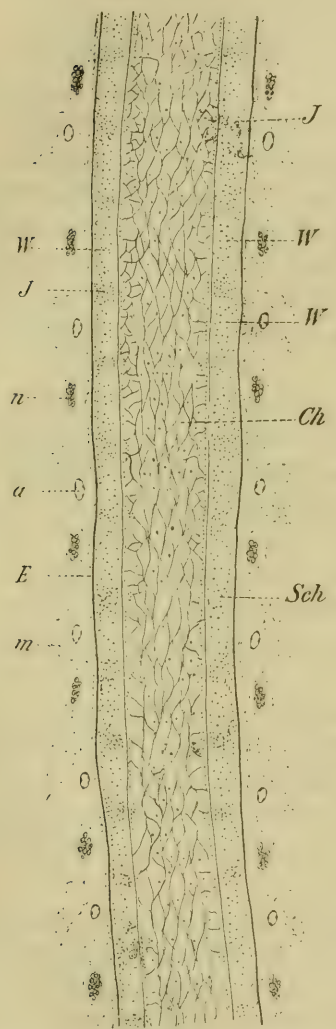
In der Chordascheide treten nun ganz regelmäßige hellere Partien auf, ausgezeichnet durch größeren Abstand der einzelnen Elemente in Folge der stärkeren Entwicklung homogener Knorpelgrundsubstanz. Diese Stellen bezeichnen die Wirbelkörperanlagen. Ihre Lage zu den perichordalen Gebilden ist eine ganz bestimmte. Sie entsprechen sowohl den Spinalganglien als den Intermusculararterien. Es besteht also hier schon jetzt mit Rücksicht auf die Neuralsegmente die bei den Selachiern in der Caudalregion so weit verbreitete Diplospondylie.

Durch die Wirbelkörperanlagen werden weder die Chorda noch die perichordalen, außerhalb der Elastica gelegenen Theile irgendwie beeinträchtigt; die Dicke der Chordascheide bleibt zunächst überall dieselbe. Sehr bemerkenswerth ist jedoch eine Veränderung im zelligen Theil der Chorda selbst, welche bisher nicht beachtet worden ist.

Die periphere kleinzellige Schicht der Chorda ist entsprechend den Wirbelkörperanlagen modificirt. Schon in früheren Stadien findet man, dass dieselbe nicht überall die gleiche Dicke hat, dass sie größtentheils nur eine Zelllage aufweist, hier und da aber aus zwei bis drei Schichten kleiner nicht vakuolisirter Elemente gebildet wird. Während jedoch früher irgend eine Regel über die Vertheilung der dickeren und dünneren Partien sich nicht aufstellen ließ, lässt sich jetzt konstatiren, dass im Bereich der Wirbelkörperanlagen nur eine Schicht, in den intervertebralen Zonen hingegen mehrere Schichten derselben sich finden.

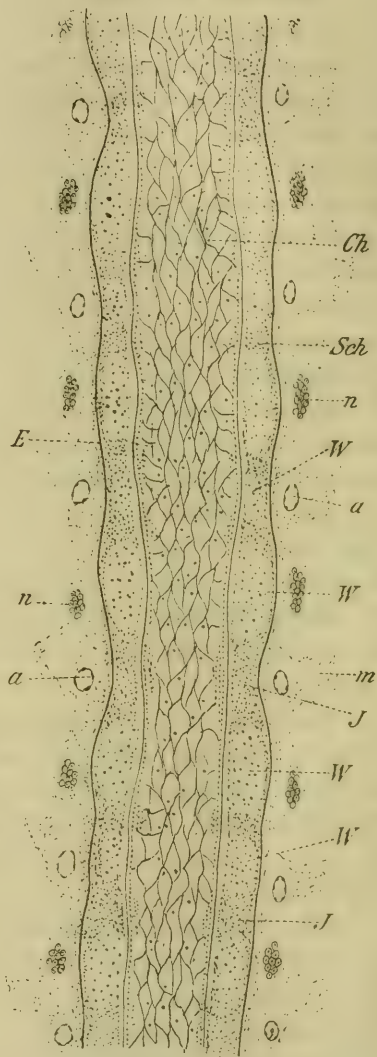
Das Gesetzmäßige dieser Erscheinung tritt bei der Untersuchung eines älteren 5,5 cm langen Embryo deutlich hervor. Hier haben

Fig. 3.



Horizontaler Längsschnitt durch die Caudalwirbelsäule eines 4,5 cm langen Mustelus laevis. *W* Wirbelkörperanlage. *n* Spinalnerv (resp. Spinalganglion). *a* Intermusculararterie. *J* Intervertebralbezirk; im Übrigen s. Tafelerklär. Vergr. $^{40}/_{1}$.

Fig. 4.



Horizontaler Längsschnitt durch den vorderen Theil der Caudalwirbelsäule eines 5,5 cm langen Mustelus laevis. Bezeichnungen wie auf Fig. 3. Vergr. $^{40}/_{1}$.

die Wirbelkörperanlagen so bedeutend an Größe gewonnen, dass die Chordascheide durch dieselben ringförmige Anschwellungen erfährt;

und zwar sind es in dem vorderen Theil der Caudalregion die den Spinalganglien entsprechenden Anlagen, welche vorzugsweise sich vergrößert haben. Die dazwischen liegenden sind zum Theil auf der vorhergehenden Stufe stehen geblieben, zum Theil sind sie an den fraglichen Stellen gar nicht oder in ganz schwachen Andeutungen zu erkennen. Ob sie hier gar nicht zur Entwicklung gelangt sind, oder wieder geschwunden sind, wofür die auffallende Länge mancher intervertebralen Partien sprechen würde, lasse ich dahingestellt.

Die Wirkung der Knorpelzunahme in der Chordascheide auf deren Umfang äußert sich zunächst weit mehr in peripherer als in centraler Richtung. Die Elastica stellt auf dem Längsschnitt eine geschlängelte Linie dar, welche gegen die Spinalnerven stärker vorspringt. Die Chorda hingegen ist noch kaum in ihrem Durchmesser verändert und zeigt nur ganz unbedeutende vertebrale Einschnürungen.

Die oben erwähnten Lokalisirungen der peripheren Chordazellenschicht entsprechen ganz genau den Intervertebralzonen, mag es sich nun um neurale oder um interneurale Wirbelkörperanlagen handeln; sogar zur Ausdehnung dieser Zonen stehen sie in Korrelation, indem den langen Intervertebralzonen eine größere Höhe der betreffenden Zelllagen korrespondirt.

Die Prävalenz der neuralen Wirbelkörperanlagen ist an den weiter cranial gelegenen Partien der Wirbelsäule vollständig durchgeführt. Hier konnte ich auf horizontalem Längsschnitte nichts von interneuralen Wirbelkörpern nachweisen.

Was nun den histiologischen Differenzirungsprocess anbelangt, so können wir an wohlbekannte Thatsachen anknüpfen und ich will nur in Kürze zeigen, wie die Ausbildung der drei auf dem Querschnitt an jedem Selachierwirbel vorhandenen Zonen zu denken ist.

Hierfür wird der Schlüssel gegeben durch die Erkenntnis, dass der Wirbelbildungsprocess sich auf dem Boden der schon vorher eigenartig differenzirten Chordascheide abspielt. Da dies bisher nicht berücksichtigt wurde, konnte Niemand die Eigenthümlichkeiten des fertigen Selachierwirbels erklären.

Wie die Querschnitte der älteren Mustelusembryonen lehren, handelt es sich bei der Chondrifikation der Chordascheide um einen Kampf des neu eindringenden Gewebes mit den bereits vorhandenen fibrillären Bildungen der Chordascheide.

Was jedoch die Embryonen nur unvollkommen zeigen, da die relativ zahlreichen Elemente die fibrilläre Struktur der Scheide verdecken, lässt sich an erwachsenen Formen aufs schönste erkennen.

In dieser Beziehung vermittelt Chimaera am besten den Dipnoerzustand mit dem der erwachsenen Selachier.

Da der Knorpel centripetal eindringt, so wird er auch zuerst außen die Oberhand gewinnen. Die innerste Partie der Chordascheide, welche am spätesten von Zellen erreicht wird, hat schon hierdurch eine Sonderstellung, und ihre innerste Zone wiederum, in welcher die schrägen Fibrillensysteme gegen eine koncentrische Schichtung zurücktreten, liefert die sogenannte Elastica interna, welche mit elastischer Substanz nichts zu thun hat. Tritt aber hier innen einmal ausgedehntere Knorpelbildung ein, so spielen die Fibrillen der Grundsubstanz eine geringere Rolle als weiter außen, da sie hier innen nicht zu scharfen Systemen ausgeprägt sind.

In den äußersten Partien wird die Elastica in dem Maße emporgedrängt, als hier Knorpelgrundsubstanz zur Abscheidung kommt. Daher findet man hier schon bei Chimaera (und bei Ceratodus wenigstens im Bereich der Bögen) rein hyalinen Knorpel in großer Ausdehnung.

Am schwierigsten gestalten sich die Verhältnisse in der mittleren Zone. Hier werden die Knorpelzellen genöthigt, sich in ihrer Anordnung den scharf ausgesprochenen schrägen Fasersystemen anzupassen. Dadurch prägt sich das Eigenartige dieser Schicht aus. Dies findet nun weiter seinen Ausdruck darin, dass gerade in dieser Zone die Ablagerung von Kalksalzen vorzugsweise stattfindet. So bilden sich hier jene bekannten Kalkringe von Chimaera aus, welche mit den Segmenten der übrigen Organsysteme nichts zu thun haben.

Indem nun die Knorpelzellen Grundsubstanz abscheiden, entsteht das charakteristische Bild von Knorpelzellnestern, welche inmitten einer fibrillären Grundsubstanz gelagert sind. Dieses Mischgewebe ist weder Knorpel, noch Bindegewebe. Da die Grundsubstanz mit den Elementen nichts zu thun hat, kann ihre Struktur nicht, wie es Hasse thut, für die Erkenntnis des Knorpels verwerthet werden.

Ich nenne dieses Mischgewebe »Wirbelfaserknorpel«. Jedem Anatomen ist das Bild geläufig. Tritt es doch in den Intervertebralbändern des Menschen auf. Dass nun die Ähnlichkeit des Selachiergewebes mit dem des Menschen nicht bloß eine oberflächliche ist, werde ich später zu zeigen haben. —

Bei den Selachiern wird die Ausbildung dieser drei Zonen ziemlich rasch rekapitulirt. Ich brauche hier auf diese älteren Stadien um so weniger einzugehen, als sie kürzlich durch Rabl eine ausführliche Schilderung erfahren haben (Theorie des Mesoderm II,

pag. 92 ff.). Er zeigte, dass auch ontogenetisch »die Wirbelkörper durch eine allmählich von außen nach innen fortschreitende Differenzirung« entstehen.

Den Bau der fertigen Selachierwirbel untersuchte ich an Längs- und Querschnitten jugendlicher Exemplare von Acanthias, Mustelus, Scyllium, Torpedo und an Querschnitten der Wirbel eines sehr großen Exemplars von Scyllium.

Im erwachsenen Zustand sehen wir den axialen Theil der Wirbelsäule gebildet von der Chorda, den Wirbelkörpern und den Intervertebralapparaten.

Die Chorda persistirt bekanntlich in der ganzen Länge der Wirbelsäule: sie erfährt jedoch Modifikationen, durch welche sie gleichsam sich den Neuerungen in ihrer Umgebung anpasst. Anfänge hiervon wurden schon oben bei der Ontogenese berührt und werden im erwachsenen Zustande fortgeführt. Auch hier nämlich ist die periphere Zellschicht der Chorda in den intervertebralen Bezirken viel höher als in den vertebralen. Da die Chordascheidensubstanz von diesen peripheren Elementen geliefert wird, so ist begreiflich, dass sie dort stärker entwickelt sind, wo eben diese Substanz dauernd eine Rolle spielt; im Bereich der Wirbelkörper verhält sich hingegen die Chorda rein passiv und ihre Elemente zeigen hier eine etwas festere Wandung. Sie bilden hier quere Septa, die mit einem aus gleichen Zellen aufgebauten axialen Längsstrang in Verbindung stehen.

Die »Ligamenta intervertebralia« sind naturgemäß von den Wirbelkörpern nirgends scharf abgesetzt, sind doch beide auf gleichem Boden durch dieselben Vorgänge gebildet worden.

Die Ligg. intervertebralia stellen Partien der Chordascheide dar, welche auf einem früheren Stadium der Chondrifikation stehen bleiben als die Wirbelkörper. Sie bewahren daher im Allgemeinen das histiologische Bild, welches Chimaera in der ganzen Länge der Wirbelsäule aufweist. Nicht einmal die Zonenbildung ist stets ausgeprägt. Die fibrilläre Struktur der Grundsubstanz ist bei jüngeren Thieren deutlich, bei älteren verschwindet sie in den mittleren Partien, indem Verkalkungsprocesse von den Wirbelkörpern aus auf die Intervertebralapparate übergreifen. Bei Torpedo fand ich dies auch bereits an jungen Thieren.

Am Wirbelkörper überwiegt mehr und mehr der hyaline Knorpel

die anderen Bestandtheile. Auch hierin zeigt Torpedo den weiter entwickelten Zustand schon in frühen Stadien. Bei den Squaliden behält die innere Zone vielfach den primitiven Zustand. In den äußeren Partien hingegen macht sich eine Umordnung der Elemente geltend. Sie stellen sich in radiäre Reihen und auch die Verkalkungszone entsendet radiäre Ausläufer. So entstehen die mannigfaltigen Zustände, deren systematische und paläontologische Bedeutung Hasse verfolgt hat.

Morphologisch interessiren diese Veränderungen nur in so weit, als sie den Knorpelwirbel auf der höchsten Stufe seiner Ausbildung zeigen. Er ist zu einem Organ geworden, dessen bedeutende Leistungen für das Ganze in komplicirten Strukturen Ausdruck finden. Die radiäre Anordnung der Zellen und Verkalkungsstreifen findet ihre Parallele in ähnlichen Verhältnissen der knöchernen Teleostierwirbel, sowie auch die Übereinstimmung in der äußeren Form mit diesen als eine Konvergenzerscheinung beurtheilt werden muss, entstanden unter ähnlichen Bedingungen, wie sie durch die Körperform und die Muskulatur des Fischorganismus gegeben sind.

III.

Allgemeines. Zusammenfassung.

Im Vorangehenden habe ich jenen eigenthümlichen Modus der Knorpelwirbelbildung, welchen ich in den einleitenden Bemerkungen als perichordalen bezeichnete, nicht berücksichtigt. Da ich über denselben keine eigenen Beobachtungen anstellen konnte, so erwähne ich hier die von Gegenbaur und Balfour bei Lepidosteus darüber ermittelten Facta, um die gänzliche Verschiedenheit dieses Vorganges von demjenigen darzuthun, welcher uns in dieser Mittheilung beschäftigte.

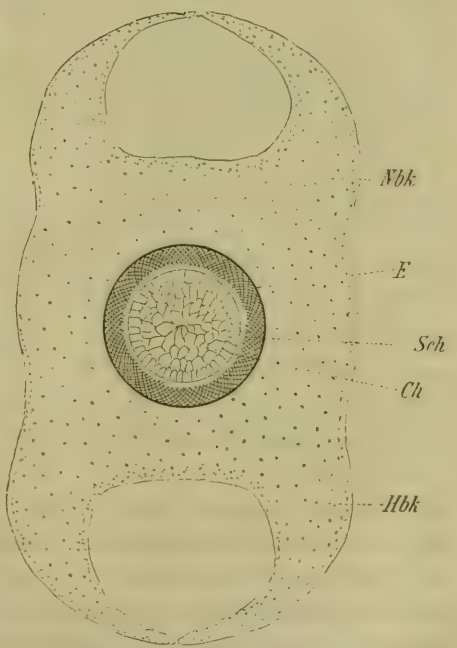
In seiner bekannten Abhandlung über die Lepidosteuswirbelsäule beschreibt Gegenbaur ein kontinuirliches Knorpelrohr, welches am Schwanztheil die Chorda umhüllt und durch nachträgliche Segmentirung knorpelige Wirbelkörper liefert. An diesen greift die Ossifikation Platz. An den vorderen Theilen der Wirbelsäule scheinen ganz ähnliche Verhältnisse sich zu finden. Hier konnten Balfour und Parker an ihrem schönen Material die Abstammung des Knorpels, welcher die Chorda umwächst, von den Bogenbildungen darthun.

An diesen Partien des Achsenskelets spielt jedoch der Theil des Knorpels, in welchem sekundär die Gelenkbildung auftritt, die größere Rolle, er liefert den mächtigen Intervertebralknorpel, der die Gelenkköpfe und Pfannen der Lepidosteuswirbel bildet, während am Wirbelkörper das knorpelige Material durch knöchernes verdrängt wird.

Alle diese Processe spielen sich nach den übereinstimmenden Angaben Gegenbaur's und Balfour's außerhalb der Elastica ab. Diese und die zellenlose Chordascheide haben keinen Antheil an der Knorpelwirbelbildung.

Es ist klar, dass dieser Typus der Wirbelbildung fundamental vom chordalen der Selachier differirt. Zur Erläuterung dieser Verschiedenheit möge Textfigur 5 und 6 dienen. Der perichordale Typus steht durch die Persistenz der zellenlosen Chordascheide dem Urzustand viel näher als der chordale. Es steht zu erwarten, dass er noch bei anderen Formen wird angetroffen werden. In dieser Hinsicht sollten besonders diejenigen Formen geprüft werden, welche durch andere Merkmale den Besitz primitiver Zustände der Chordascheide dokumentiren; unter den Fischen kämen hier namentlich die Knochenganoiden und Teleostier in Betracht. Bei den Teleostiern sind bisher keine derartigen Zustände bekannt geworden. Dennoch halte ich es für möglich, dass sie sich finden werden, wenn mehr Formen (und namentlich einseitig differenzirte), als es bisher der Fall ist, in den Kreis der Untersuchung gezogen werden. Möglicherweise könnten aber auch in der Ontogenese der Physostomen Spuren einer früheren reicheren Knorpelbildung in der Umgebung der Chorda gefunden werden.

Fig. 5.



Schema des Querschnittes eines perichordalen knorpeligen Wirbelkörpers.

Was nun den zweiten chordalen Modus der Knorpelwirbel-

bildung betrifft, so lassen sich die wichtigsten Ergebnisse, die über denselben gewonnen wurden, mit Rücksicht auf das Querschnittsbild der Wirbelsäule im Folgenden zusammenfassen.

Als vorbereitender Process ergab sich die Anbahnung von Beziehungen zwischen den Knorpelbögen und der Elastica. In dem Maße, als die ersteren Bestandtheile der letzteren in sich aufnehmen (Stör, Chimaera), wurde die Elastica selbst als geschlossene Membran außer Funktion gesetzt, und den Bogenbildungen entsprechend wurden die kleinen Elasticaöffnungen allmählich größer (Chimaera, Dipnoer). Damit war die Chordascheide für den Knorpel eröffnet, dessen Elemente sich ganz allmählich in dieselbe hineindrängten, ein Vorgang, den man sich wohl als einen Verlagerungsprocess der Elemente unter der Wirkung äußerer mechanischer Faktoren denken muss. Der Knorpel, der ja so vielfach im Organismus an denjenigen Stellen sich reichlicher entfaltet, wo er im Dienste des Ganzen sich nützlich erweist, occupirt von den vier Punkten der Bögen aus allmählich die ganze Chordascheide. Hierbei müssen sich seine Elemente der fibrillären Differenzirung, die schon im Urzustande der Chordascheide eigenthümlich war, anpassen, woraus sich die eigenthümliche Anordnung und Form der zwischen den schrägen Fasersystemen sich verschiebenden Knorpelzellreihen und -Nester erklärt (Ceratodus, Protopterus, Chimaera). So wird allmählich in der ganzen Ausdehnung der Chorda die Scheide derselben zu einem halb fibrillären, halb knorpeligen Cylinder umgeformt. Das Mischgewebe, welches aus dieser Kombination resultirt, habe ich als Wirbelfaserknorpel bezeichnet.

Fig. 6.

Schema des Querschnittes eines chordalen knorpeligen Wirbelkörpers.

Zwischen den alten und den neuen Bestandtheilen der Chorda-

scheide herrscht eine Konkurrenz, welche überall zu Gunsten des Knorpels entschieden wird, wo es das Interesse des Ganzen erfordert.

So kommt es zu lokalen Steigerungen des Chondrifikationsprocesses, welcher die ganze Scheide beherrscht, und die Stellen, an welchen die erhöhte knorpelbildende Thätigkeit der Scheidenzellen Platz greift, erscheinen als Wirbelkörper. Im Bereich derselben gewinnt der eingedrungene Knorpel außen und allmählich auch innen die Oberhand; in den mittleren Partien erhalten sich die Scheidenfibrillen am längsten, indem sie zur Ablagerung von Kalksalzen dienen, welche dem ganzen Gebilde erhöhte Festigkeit verleihen. So kommen die drei bekannten Zonen der Selachierwirbel zu Stande.

Nachdem die Phylogenese der Selachierwirbel mit Rücksicht auf die geweblichen Bestandtheile des Achsenskelets klar gestellt ist, müssen wir versuchen, die Geschichte der chordalen Knorpelwirbel als Organe zu beleuchten.

Als Ausgangspunkt hierfür muss der Zustand dienen, wie ihn die Dipnoer am größten Theil ihres Achsenskelets zeigen, bei welchem es in der Chordascheide noch nicht zur Lokalisirung der Knorpelbildung gekommen ist.

Der hoch vollendete Zustand der erwachsenen Selachier kann von diesem Vorstadium aus nicht mit einem Schlage entstanden sein. Die Knorpelwirbel müssen ihre Vorstufen gehabt haben. Es drängt sich nun hierfür die folgende Alternative auf: Sind die Knorpelwirbel in der ganzen Ausdehnung des Achsenskelets allmählich gleichmäßig hervorgebildet worden, oder hat sich die Entwicklung axialer Knorpelsegmente zuerst an einer bestimmten Stelle vollzogen und von da aus allmählich verbreitet? Für die Entscheidung dieser Alternative bietet die Ontogenese der Selachier keine Anhaltspunkte. Wir müssen uns daher bei den erwachsenen Formen umsehen, um Argumente für die eine oder die andere Richtung der Entscheidung beizubringen.

Ohne Zweifel stammen die Selachier, wie alle Fische, von Formen mit einer großen allgemeinen Körperflosse ab. Solche sind uns in den Dipnoern erhalten, und bei ihnen konnten wir die Ausbildung eines terminalen Knorpelstabes der Skeletachse durch die Lokomotion des ganzen Körpers verständlich machen. Sehen wir hier aber handgreiflich einen Fall, in welchem an bestimmter Stelle unter äußeren mechanischen Einflüssen die Chorda auf Kosten axialer Knorpelsegmente beeinträchtigt wurde, so ist die Annahme berechtigt, dass auch bei anderen Formen die ersten Versuche einer chordalen

Knorpelwirbelbildung in der Caudalregion Platz griffen. Mit der Gliederung der allgemeinen Flosse in mehrere diskrete Bildungen stellte die allmähliche Ausdehnung der Knorpellokalisation in cranialer Richtung einen Fortschritt dar und wurde demgemäß unter dem Einfluss der Erscheinungen, die wir mit Darwin bei der Umgestaltung der Lebewesen als maßgebend betrachten, nicht nur erhalten, sondern allmählich weiter fortgebildet[1].

Spuren des langen Weges, welchen die Selachierwirbelsäule zurückgelegt hat, bis sie auf die gegenwärtige Stufe der Vervollkommnung gelangte, haben wir noch in Form von Unregelmäßigkeiten der Wirbelkörperbildung. In diesem Sinne ist, wie ich glaube, die Diplospondylie der Caudalwirbel aufzufassen, welche zeigt, dass ursprünglich keineswegs die »Sklerometen« den Neurometen und Myometen entsprechen mussten. v. Ihering hat hierüber richtige Bemerkungen gemacht, er geht jedoch zu weit, wenn er alle Erscheinungen der Diplospondylie bei Fischen von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beurtheilen sucht. Die Diplospondylie der knöchernen Amiawirbel hat mit derjenigen der Selachierwirbel so wenig zu thun, als überhaupt die knöchernen mit den knorpeligen Wirbelkörpern.

Zum Schluss ist es angezeigt, einen Blick auf die Stellung der einzelnen Wirbelsäulenformen zu einander zu werfen, welche uns im Vorangehenden beschäftigt haben.

Vom Urzustand ausgehend können wir uns die Modifikationen des Achsenskelets als Bahnen vorstellen, welche nach verschiedenen Punkten hin divergiren und deren Beziehung zu einander durch das beifolgende Schema verdeutlicht werden soll.

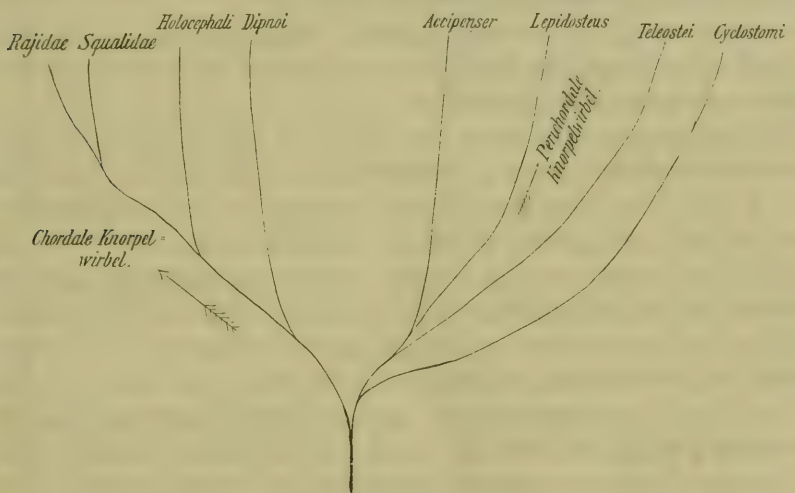
Die Entwicklungsrichtungen können wir unter zwei große Gruppen bringen, die fortan keine Gemeinschaft mehr mit einander haben. Die eine führt den Urzustand in direkter Weise fort. Die Elastica bleibt bestehen und die Knorpelbögen gewinnen keine Beziehung zur Chordascheide. Diese bleibt somit stets zellenlos. Am weitesten unten trennt sich von den übrigen Bahnen diejenige der Cyclostomen, den Urzustand auch in der Beschaffenheit der skeletoblastischen Schicht am reinsten fortführend. Die anderen Wege führen uns zu

[1] Die Bogenbildungen der Selachierwirbelsäule sollen an anderem Orte behandelt werden. Dass ihre Gliederung zur Bildung der Wirbelkörper in Beziehung stehen wird, ist klar; ich möchte in dieser Beziehung nur auf die Übereinstimmung des Spinalbogens der Selachier mit dem »Interarcuale« der Dipnoer in ihrer Beziehung zu den Wirbelkörpern hinweisen.

den Ganoiden und Teleostiern. Bei einigen derselben führt der Bogenknorpel Einschnürungen der ganzen Chorda sammt Scheide und die Bildung perichordaler Wirbelkörper herbei.

Die andere große Bahn führt allmählich aufsteigend zu einer immer intensiveren Beeinflussung der Chordascheide durch die Bogenknorpel und zeigt uns erst in Vorstufen und Anfängen (Dipnoer und Holocephalen), dann in vollendeter Form die in der Chordascheide gebildeten Wirbel der Squaliden und Rajiden.

Diesen »Stammbaum« der Wirbelsäule darf man keineswegs als Ausdruck für die Stellung der Formen zu einander nehmen. Mag es auch innerhalb einer eng begrenzten Gruppe berechtigt sein,



Schema zur Ableitung der Fischwirbelsäule.

im Verhalten der Wirbelsäule ein wichtiges Argument für die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Glieder zu einander zu erblicken, wie es Hasse für die Selachier durchgeführt hat, so darf doch dies Vorgehen nicht für Formen verallgemeinert werden, welche in ihrer übrigen Organisation tiefgreifende Verschiedenheiten von einander bekunden. Desshalb halte ich Hasse's Versuch in dieser Richtung für verfehlt, abgesehen davon, dass seine frühere falsche Beurtheilung der Selachier- und Dipnoerwirbelsäule auch alle darauf aufgebauten Schlüsse hinfällig macht. Der Stammbaum der großen Gruppen kann erst dann aufgestellt werden, wenn für die einzelnen Organsysteme die Ableitung von Urzuständen klar gestellt ist.

Nachtrag. Als die vorliegende Arbeit bereits zum Druck gegeben war, erschien Hasse's Abhandlung über »die Entwicklung der Wirbelsäule der Dipnoi« (Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LV, 4). Durch dieselbe wurde die Richtigkeit meiner Vermuthung bestätigt, dass Hasse auch bezüglich der Dipnoer seine früheren Ansichten modificirt habe. Er nimmt die Ansicht zurück, dass die peripheren Chordazellen in die Scheide auswandern und die »Intercuticularschicht« bilden[1]. Damit fällt der wesentliche Differenzpunkt zwischen Hasse's und meinen Anschauungen über die Dipnoerwirbelsäule. Wir stimmen somit überein in der Ableitung der Elemente der Hasse'schen »Intercuticularschicht«, d. i. der von mir als »Scheidenzellen« bezeichneten Elemente von der skeletoblastischen Schicht.

Auch bezüglich des histiologischen Charakters dieser Elemente stehen unsere Ansichten im schönsten Einklang, da auch Hasse dieselben als Knorpelzellen auffasst.

Nicht beistimmen kann ich den Ansichten Hasse's über die »Intercuticularschicht«, da er dieselbe als eine in toto von außen her durch die Elasticaöffnungen sich eindrängende Bildung darstellt. Wie in der vorliegenden Arbeit aus einander gesetzt, leite ich nur die Elemente der fraglichen Zone von den Knorpelbögen ab, halte indessen die Grundsubstanz, in welcher die Zellen sich ausbreiten, für eine präexistente, von der Chorda gelieferte Masse, für den äußeren Theil der fibrillär differenzirten Chordascheide. Den inneren zellenfreien Theil der Chordascheide fasse ich daher nicht als eine besondere Bildung auf, wie es Hasse (seine Cuticula chordae) thut. Es ist mir niemals gelungen, zwischen dem äußeren und inneren Theil der von der Elastica umgrenzten Masse eine scharfe Sonderung zu finden. Außer dem Fehlen der Elemente ist es lediglich die mehr koncentrische Schichtung der Fasersysteme, welche die innere Partie meiner »Chordascheide« von der äußeren mit Zellen und schrägen Fasersystemen ausgestatteten Partie scheidet. Die Gründe, welche Hasse für die Selbständigkeit der inneren Schicht vorbringt, kann ich nicht als stichhaltig anerkennen. Gesteht er doch selbst zu, dass es ihm schwer geworden ist, eine solche nachzuweisen, und sagt über die innere Schicht: »Sie unterscheidet sich nur durch eine geringere Färbbarkeit und erscheint demnach heller als ihre Umgebung. Das ist aber auch Alles. Sieht man aber genauer hin, dann findet

[1] Gegenbaur hat die Annahme, dass die Elemente in der Chordascheide von den peripheren Chordazellen abstammen, bereits in seinen Untersuchungen über das Kopfskelet der Selachier (pag. 126 Anmerkung) zurückgenommen.

man, dass sie sich durch einen außerordentlich feinen Grenzsaum von der eigentlichen Intercuticularschicht absetzt, und an diesem gelingt denn auch leicht die Isolirung. Wird sie isolirt, so haftet sie immer an der Rückensaite und dem Chordaepithel, niemals dagegen an der nächstfolgenden Schicht, und das spricht von vorn herein für die genetische Zusammengehörigkeit mit der Rückensaite.«

Die Möglichkeit einer solchen künstlichen Isolirung ist durch die Auflockerung des äußeren Theiles der Chordascheide in Folge des Eindringens der Elemente und durch die Ausbildung der schrägen Fasersysteme verständlich, aber sie beweist keine fundamentale Verschiedenheit zwischen beiden Zonen. Die innere Zone stellt nach meiner Ansicht die jüngere Partie der Chordascheide dar; in dem Maße, als die Elemente weiter chordalwärts vordringen, wird die äußere auf Kosten der inneren (mittlerweile selbst sich vergrößernden) Partie an Ausdehnung gewinnen. Von einem »außerordentlich feinen Grenzsaum« zwischen beiden kann ich keine Spur entdecken. Beiläufig sei darauf hingewiesen, dass ich eben so wenig wie Lvoff radiäre Faserzüge in der Chordascheide der Dipnoer gefunden habe.

Mit Rücksicht auf die allgemeinen Folgerungen, welche Hasse aus seinen Beobachtungen zieht, kann ich auf meine vorliegende Arbeit verweisen, in so weit es sich um die Beziehungen der Dipnoer zu den Selachiern handelt. In diesem Punkte stimmen Hasse's Ansichten (abgesehen von der verschiedenen Bezeichnungsweise des zelligen Theiles der Chordascheide) mit meinen Resultaten überein.

Auf die Beziehungen der Dipnoer zu den Amphibien werde ich bei der Besprechung der letzteren einzugehen und die Berechtigung des Hasse'schen Satzes: »Die Dipnoi sind den Urodelen nächst verwandte Fische« — zu prüfen haben.

Durch meinen ersten Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule veranlasst, hat Hasse ganz neuerdings als »Allgemeine Bemerkungen über die Entwicklung und die Stammesgeschichte der Wirbelsäule« seine Ergebnisse in Kürze zusammengefasst (Anatom. Anzeiger. VIII. Jahrgang. Nr. 8 und 9).

Ich habe zu dieser Mittheilung nur wenig zu bemerken, da ich über die Dipnoer und Selachier in der vorliegenden Arbeit meine Ansichten entwickelt habe und auf die anderen Fische sowie auf die Amphibien und die höheren Wirbelthiere später eingehen werde. Ich konstatire daher hier nur, dass Hasse meinen Anschauungen über den Urzustand der Fischwirbelsäule beistimmt.

Litteraturverzeichnis.

Von den im Verzeichnis der vorigen Mittheilung citirten Arbeiten:

Balfour, Balfour und Parker, C. Gegenbaur (2, 3, 4), A. Goette (1), B. Grassi, C. Hasse (1, 2), Kölliker (1, 2), Lvoff, Leydig (1, 2), C. Rabl (3), G. Retzius, A. Schneider,

ferner:

Th. Bischoff, Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.

A. Günther, Description of Ceratodus Forsteri. Philosoph. Transactions of the Roy. Soc. London 1871.

C. Hasse (4), Die Entwicklung der Wirbelsäule der Elasmobranchier. Dritte Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule. Zeitschrift für wiss. Zoologie. LV. 3. 1892.

J. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Abhandl. der böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften. Prag 1845.

H. v. Ihering, Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

R. Owen, Description of Lepidosiren annectens. Linn. Soc. Vol. XVIII. 1839.

R. Wiedersheim, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus). Morphol. Studien. Jena 1880.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

Ch Chorda,
Sch Chordascheide,
E Elastica,
sk skeletoblastische Schicht,
Nbk knorpeliger Neuralbogen,
Hbk knorpeliger Hämalbogen,
A größere Öffnungen der Elastica,
fs Fibrillensysteme der Chordascheide,
zs »Scheidenzellen«,
el elastische Fasern und Netze von solchen in der Knorpelsubstanz,
m Anheftung der Intermuscularsepten.

Fig. 1. Accipenser ruthenus, junges Exemplar von 12 cm Länge. Theil des Querschnittes der Wirbelsäule (Caudaltheil). Die zellenlose fibrilläre Chordascheide und die kontinuirliche Elastica dem Urzustand entsprechend. Knorpelige Bogenbildung in der skeletoblastischen Schicht, bis dicht an die Elastica heranreichend. Von der Elastica aus strahlen elastische Faserzüge in die Knorpelgrundsubstanz, nähere Beziehungen zwischen beiden anbahnend. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 2. Protopterus annectens, junges Exemplar von 16 cm Länge. Querschnitt der Wirbelsäule (Caudaltheil). In der skeletoblastischen Schicht die knorpeligen Bogenbildungen, welche an ihren marginalen Theilen bereits von Knochenhülsen (*Kn*) umschlossen werden. Die verstärkten Beziehungen zwischen den Knorpelbögen und der Elastica haben zur Ausbildung größerer Öffnungen in der letzteren geführt (*A*). Durch diese dringen die Elemente der Bogenknorpel in die Scheide ein und verbreiten sich zwischen den Fibrillenzügen derselben. Vergr. $^{40}/_{1}$.

Fig. 3. Von demselben Objekt wie Fig. 2. Zeigt bei stärkerer Vergrößerung den Eintritt des Bogenknorpelmaterials durch die Elasticaöffnungen in die Chordascheide. Allmähliche Veränderung der Knorpelzellen in Habitus und Form beim Übergang in die »Scheidenzellen«. Vergr. $^{240}/_{1}$.

Fig. 4. Ceratodus, erwachsenes Exemplar. Theil des Querschnittes der Wirbelsäule (Rumpftheil). Ähnliche Verhältnisse wie bei Protopterus, nur ist die Chordascheide mächtiger, und durch die stärkere Ausprägung der schrägen Fasersysteme tritt die charakteristische Anordnung der »Scheidenzellen« deutlicher hervor (*med*). Die Elastica zeigt mehrere größere Öffnungen (a, a_1). Die Reste derselben sind zum Theil ganz von Knorpel umgeben. Ausstrahlen elastischer Fasern in die Grundsubstanz von der Elastica aus (*el*). In der Chordascheide hat in den peripheren Theilen (*ext*) der Knorpel bereits die Oberhand gewonnen, die innersten Partien enthalten erst sehr wenige Elemente und zeigen an Stelle der schrägen Fasersysteme eine mehr koncentrische Schichtung (*int*). Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 5. Ceratodus, erwachsenes Exemplar von 70 cm Länge. Profilbild des caudalen »Knorpelstabes«, von der linken Seite aus gesehen. *Ard* Arcuale dorsale (Neuralbogen). *Arv* Arcuale ventrale (Hämalbogen). *Nf* Neuralgabel. *Hf* Hämalgabel. *Iar* Interarcuale. *Ldi* Ligg. interarcualia (Theile des Lig. dors. inf.). *W* die axialen Knorpelsegmente, deren Ähnlichkeit mit Wirbelkörpern im Text behandelt ist. *c* Anschwellungen der Chorda (interarcual). *d* Einschnürungen der Chorda (arcual). Links das 38. Segment. Am Interarcuale des 39. ist entsprechend der Öffnung für die ventrale Spinalnervenwurzel eine Zerschnürung in zwei Stücke eingetreten. An Stelle des 40. Interarcuale der erste *Wi*. Natürliche Größe.

Fig. 6. Ceratodus. Querschnitt durch die Caudalwirbelsäule eines erwachsenen Exemplars. Der Schnitt ist dem Anfang des Knorpelstabes entnommen und zeigt den Verbleib der Chorda. Dieselbe ist in zahlreiche kleine Stränge (*Ch*, *Ch*) zerschnürt. Die Scheidenzellen liegen als Knorpelzellnester in den Resten der fibrillären Scheidensubstanz. Elastica in zahlreiche Stücke zerfallen. *Nc* Neuralkanal. *Hc* Hämalkanal. Vergr. $^{15}/_{1}$.

Fig. 7. Chimaera monstrosa, erwachsenes Exemplar. Theil eines Querschnittes der Rumpfwirbelsäule. Vor Allem zu beachten ist die Auflösung der Elastica und die von ihr ausgehende Bildung elastischer Netze in der Grundsubstanz des Bogenknorpels. Die Scheidenzellen haben stärker als bei den Dipnoern Knorpelgrundsubstanz gebildet, so dass die Chordascheide den typischen Charakter des Wirbelfaserknorpels angenommen hat. *ext* äußere vorzugsweise knorpelige Zone.

med mittlere Verkalkungszone. *int* innere noch an Elementen ärmere Zone. Vergr. $^{30}/_{1}$.

Fig. 8. Mustelus vulgaris. Embryo von 3 cm Länge. Theil des Querschnittes der Caudalwirbelsäule. Eintritt der Knorpelzellen vom Bogen aus durch die Elasticaöffnungen (*A*) in die Chordascheide. Anpassung der einwandernden Zellen an die Differenzirung der Chordascheide. Vergr. $^{500}/_{1}$.

Fig. 9. Mustelus laevis. Embryo von 3 cm Länge. Querschnitt der Wirbelsäule. Caudaltheil. Die Zelleneinwanderung von den Bögen aus in die Chordascheide ist noch streng auf die vier Ausgangspunkte beschränkt. Ventral haben sie sich weiter als dorsal unter der Elastica vorgeschoben. Diese Elemente, in der schon vorher wohlentwickelten Chordascheide liegend (vgl. Fig. 6 meiner vorigen Mittheilung), stellen dasjenige dar, was Hasse fälschlich »Intercuticularschicht« nennt (s. Text). Vergr. $^{80}/_{1}$.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Untersuchungen über die Entwicklung der sog. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vögelembryonen.

Von

N. Goronowitsch.

Mit Tafel VIII—XI.

In einer früher erschienenen Arbeit (33, pag. 470) habe ich geäußert, dass unsere Kenntnisse über die Entwicklung der »Ganglienleisten« sehr unvollkommen seien. Bald überzeugte ich mich, dass Kopfabschnitte dieser Leisten ein sehr paradoxes Verhalten zeigen, ein Verhalten, welches mit unseren Vorstellungen über die Bedeutung dieser Leisten sich nicht vereinigen lässt.

Der am meisten entwickelte Abschnitt der Ganglienleisten liegt in der Mittelhirnregion. Weit schwächer ist der Augenblasenabschnitt entwickelt, welcher nach einigen Angaben das Ganglion ciliare liefern soll. Eine schwache Entwicklung hat auch der Abschnitt der Leisten, welcher zu der Oblongata gehört und die mächtigen Ganglien der Cranialnerven liefert (vgl. 33, Taf. XVII Fig. 1). Es ergiebt sich demnach, dass die Leisten die stärkste Entwicklung an jener Stelle des embryonalen Kopfes erreichen, an welcher überhaupt keine Ganglien zur Entwicklung kommen. Falls man, wie es seitens einiger Forscher geschehen ist, annimmt, dass die Anlage des Ganglion Gasserii vom dorsalen Gewölbe des Mittelhirns heranwächst, wobei seine vorderen Theile das Ganglion ciliare liefern, so ergiebt sich wieder ein sonderbares Verhalten dieser Leisten. Die Anlage des Tectum opticum, eines Gehirnabschnittes also, welcher im innigsten Connexe mit dem Sehnerv steht, soll diesen Anschauungen zufolge auch eine Ganglionanlage für den Trigeminus liefern!

Die Untersuchung der Entwicklung der Ganglienleisten bei Forellen und Hechten zeigte mir, dass der ganze stark entwickelte Abschnitt der Leisten, welcher in Zwischen- und Mittelhirnregion zur Ausbildung kommt, nichts mit der Entwicklung der Ganglien und Nerven zu schaffen hat. Dieser Abschnitt liefert Mesenchymgewebe (34), in späteren Stadien also embryonales Bindegewebe und wahrscheinlich zum Theil skeletogenes Material für den breitesten Abschnitt des Schädels, woraus die starke Entwicklung dieses Abschnittes der Leisten Erklärung finden kann. Dieses Resultat kann noch paradoxer erscheinen als die oben erwähnte Entwicklung des Ganglion Gasserii vom Gewölbe des Mittelhirnes, es hat sich aber für Vögel eben so wie für Knochenfische als richtig erwiesen.

Die Aufklärung des Schicksals des überhaupt im Körper des Wirbelthierembryo am meisten entwickelten Abschnitts der »Ganglienleisten« bedingte bei mir ein skeptisches Verhalten gegenüber den gangbaren Vorstellungen über die Bedeutung dieser Leisten auch in der Oblongataregion. Wegen mancher technischer Schwierigkeiten, welche die Untersuchung der Entwicklung der Leisten in der Oblongata bei Knochenfischen aufweist, wendete ich mich zu Vögelembryonen. Diese sind für solche Untersuchungen hauptsächlich darum viel günstigeres Material, weil man eine beliebige Anzahl einander naheliegender Stadien leicht sich verschaffen kann.

Sämmtliche Entwicklungsvorgänge verlaufen an den Leisten sehr rasch. Darin liegt auch der Grund, dass trotz der Menge von Arbeiten, welche diese Frage behandeln, doch die wesentlichsten Phasen des Processes noch nicht aufgeklärt sind. Die schwierige Frage über die Entwicklung wahrer Ganglien konnte leider in dieser Arbeit nur berührt bleiben.

Die positiven Ergebnisse, der vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung der Cranialnerven stellen mich jedoch in Opposition zu den gangbaren Vorstellungen, welche über die Entwicklung der Ganglien in der Litteratur vorhanden sind. Der Umstand, dass das Gebilde, welches von verschiedenen Autoren bald als Anlage eines Ganglion, bald als Anlage eines Nervs gedeutet wurde, von Hause aus ein komplicirtes Gebilde ist, welches dorsal von Elementen der Leisten, ventral durch eine Differenzirung des axialen Mesoderms geliefert wird, verträgt sich kaum mit den obigen Deutungen.

Ich halte es nicht für überflüssig, hier einige technische Notizen folgen zu lassen. Die Entwicklung der »Ganglienleisten« ist, wie gesagt, ein sehr rasch verlaufender Process. Daher ist die Untersuchung möglichst vieler Stadien eine absolut nothwendige Bedingung, um die wesentlichsten Vorgänge der Entwicklung dieser Gebilde erkennen zu können. Es ist ferner längst bekannt, dass den Elementen der embryonalen Gewebe, vor Allem des Mesenchyms, die Fähigkeit zu den amöboiden Bewegungen zukommt. Zur guten Konservirung der Form solcher sich kontrahirender Zellen habe ich daher immer die Eröffnung des Eies in physiologischer Kochsalzlösung, welche bis zur Bruttemperatur erwärmt wurde, vorgenommen. Diese Maßregel ist im Lehrbuche von Balfour und Foster empfohlen. Die herauspräparirten Keimscheiben tauchte ich sofort in schnell fixirende Flüssigkeiten. Für die Fixirung der Gewebe habe ich Verschiedenes versucht, um ein Verfahren zu treffen, bei welchem die karyokinetischen Figuren am besten erhalten bleiben. Die besten Resultate in dieser Beziehung liefert die von Altmann empfohlene Behandlung des Embryo durch 3%ige Salpetersäure. Die Form der Zellen und ihre gegenseitigen Verbindungen treten mit großer Schärfe hervor bei der Anwendung der Flemming'schen Lösung. Die Theilungsfiguren erhalten sich dabei nicht so gut. Die Färbung geschah mit Boraxkarmin nach Grenacher mit nachträglicher Entwässerung in eosinhaltigem Alkohol. Ferner ist von mir, besonders für spätere Stadien, die Färbung mit Hämatoxylin-Eosin viel angewandt worden.

Eine durchaus nothwendige Bedingung für die Untersuchung mesenchymliefernder Ektoderm-Proliferationen und der Beschaffenheit der sog. »branchial sense organs« etc. sind sehr dünne Schnitte. Für die meisten Stadien besitze ich zwei Gruppen von Serien: dickere Serien von 0,0075—0,02 mm, welche mit einem Mikrotome von Thoma für die Untersuchung topographischer Verhältnisse und Konstruktion von Modellen angefertigt wurden, und dünne Serien von 0,005 mm und sogar von 0,003 mm Schnittdicke für histogenetische Untersuchungen. Über Schnittserien von 0,005 mm Dicke ist sehr viel in letzter Zeit berichtet worden, aber über den Modus der Anfertigung solcher Serien ward meines Wissens niemals etwas Ausführliches gesagt. Die Mikrotome von Thoma und Schanze können, so weit meine Erfahrung reicht, solche Serien nicht liefern, obgleich man zufällig auch dünnere Schnitte mit diesen Instrumenten in einzelnen Fällen bekommen kann. Das Instrument, welches alle Ansprüche in dieser Beziehung erfüllt, ist das sog. »Cambridge rocking Microtome«. Mit gutem Messer und regelrechter Einbettung kann man mit diesem Instrumente kontinuirliche Bänder von 0,0025 mm Dicke erhalten. Eine solche Schnittdicke ist niemals bei Untersuchungen von Vögelembryonen erforderlich. Es kamen bei mir in Anwendung meistens Schnitte von 0,005, und nur bei dem Studium der Entwicklung des Trigeminus Schnitte von 0,003 mm Dicke. Für die Einbettung benutzte ich gelbes Paraffin nach Spee, dessen Schmelzpunkt 60° C. nicht überschreitet. Ein solches Paraffin macht niemals die Gewebe schrumpfen, und man erhält dabei Bilder, von welchen Kleinenberg (41, pag. 6) spricht. Bei einer Temperatur von 12—15° R. des Arbeitsraumes schneidet sich solches Paraffin in Bänder von 0,003 mm sehr leicht. Ich habe ferner bemerkt, dass die Bänder besser gelingen, wenn man das Schneiden einen Tag nach der Einbettung und Umgebung des Blockes durch weicheres Paraffin vornimmt. Die Glättung der Schnitte auf lauem Wasser ist von L. Gulland (Journal of Anatomy and Physiology. 1891. pag. 56 ausführlich besprochen

worden. Ehe die auf dem Objektträger angetrockneten Serien zur Lösung des Paraffins in das Xylolbad kommen, ist es nothwendig, dieselben sehr sparsam mit einer dünnen Celloidinlösung zu pulverisiren. Dadurch wird die Möglichkeit des Fortschwimmens der Schnitte aufgehoben.

Um Wiederholungen zu vermeiden, gebe ich hier einige Notizen, welche genügende Anhaltspunkte für die Bestimmung der meisten von mir untersuchten Entwicklungsstadien liefern können. Die Bestimmung der Stadien durch die Zeit der Bebrütung sollte schon längst verlassen sein. Temperatur, Jahreszeit, der Grad der Gewissenhaftigkeit, mit welchem die brütende Henne ihr Geschäft thut, die Zahl der unterlegten Eier etc. — Alles das sind Faktoren, welche auf die Zeit der Entwicklungsvorgänge die größte Wirkung haben (vgl. His 29, pag. 58). Ich charakterisire daher meine Stadien durch die Angabe einiger äußerer Merkmale und Messungen. Fast alle von mir untersuchten Stadien liegen sehr nahe bei einander, darauf hatte ich großes Gewicht gelegt. Die wichtigsten Stadien wurden selbstverständlich an mehreren Serien untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass die Kopfmasse besonders früherer Stadien öfters in Zehnteln vom Millimeter variiren. Die Messungen von Stadium 16 bis 25 sind alle an Zeichnungen vorgenommen worden. Ich entwarf auf dieselbe Zeichenfläche den Kontour des Embryo zusammen mit einem Glasmaßstabe in 0,1 mm getheilt. Für alle Zeichnungen benutzte ich die große Camera von Abbe. Für die Entwicklungsperiode vor dem Erscheinen der Hirnkrümmungen nahm ich die Zahl der primären Somite als Merkmal der Stadien an. Dieses Merkmal hat mich bei den Kontrolluntersuchungen selten irre geleitet. Ich traf fast immer auf den gewünschten Entwicklungsvorgang wenn ich den Embryo nach der Zahl seiner Somite wählte. Das unmittelbar hinter dem Gehörorgane liegende Somit (zweites Kopfsomit), welches schwer auf einem Flächenbilde zu erkennen ist, kam bei der Abzählung der Somite nicht in Betracht. Die Zahl der Somite bei 14 von mir untersuchten Stadien der ersten Entwicklungsperiode ist im Texte unten angegeben.

Als Stadium 15 bezeichne ich Embryonen mit den Anfangsstadien der Kopfkrümmung. Der Vorderkopf hat noch nicht die Seitenlage angenommen. Die Zahl der Somite dieses Stadiums variirt. Gewöhnlich sind 19—20 *P* nachzuweisen. Die Länge der Embryonen = 6—6,5 mm.

Bei Stadium 16 hat der Vorderkopf schon seine seitliche Lage

angenommen. Die Kopfbeuge bildet einen rechten Winkel. Der frontoparietale Durchmesser $FP = 1{,}2—1{,}4$ mm.

Das Stadium 17 ist von Kölliker (45, pag. 203, Fig. 126) abgebildet worden. *FP* dieses Stadiums variirt zwischen 1,5 und 1,8 mm. Bei Stadium 18 $FP = 2$.

Das Stadium 19 ist von Balfour und Foster auf Fig. 24 (44) abgebildet und als Hühnchen der 54. Brutstunde bezeichnet. Das Amnion dieses Stadiums ist noch unvollständig geschlossen, Rumpf und Schwanzende des Embryos ausgestreckt. $FP = 2{,}2$ mm.

Das Stadium 20 zeigt den Anfang der Krümmung des Rumpfabschnittes $FP = 2{,}2—2{,}4$ mm.

Bei Stadium 21 erhält der Rumpf- und Schwanzabschnitt des Embryos seine seitliche Lage auf dem Dottersacke. Die Allantoisblase hat einen Durchmesser von 0,5 m. $FP = 2{,}4—2{,}5$.

Bei Stadium 22 $FP = 2{,}8$ und Stadium 23 $FP = 3$ mm.

Bei Stadium 24 erreicht die Allantoisblase einen Durchmesser $= 1$ mm. $FP = 3{,}2$ mm.

Das Stadium 25 hat eine Allantoisblase von 2,2 mm. $FP = 3{,}8—4{,}1$.

Bei Stadium 26 $FP = 4{,}5$ der Nacken-Sacralhöcker (*NS*). Durchmesser $= 6{,}5$. Die Allantoisblase $= 3$. Vordere Extremität $= 1{,}5$, die hintere $= 1$ mm.

Das Stadium 27 schließlich ist von Balfour und Foster auf Fig. 46, pag. 140 abgebildet und als Hühnchen vom Ende des vierten Tages notirt, $NS = 7{,}5$. $FP = 5{,}2$.

Einige spätere Embryonen sind noch unten vorübergehend erwähnt. Die im Laufe der Arbeit in Anwendung kommenden Termini »Mesoderm« und »Mesenchym« benutze ich in rein tektonischem Sinne. Unter Mesoderm verstehe ich epithelartig angeordnete, oder überhaupt zusammenhängende Zellenmassen der »Mittelblattgebilde« unter Mesenchym lose liegende Zellenelemente. Die eine Form des Mittelblattbildungsmaterials geht oft in die andere über, ich kann also keinen tiefgreifenden Unterschied zwischen diesen Formen annehmen.

Im Kopfe der Vögel erscheinen in verschiedenen Entwicklungsperioden drei dem Orte ihrer Entwicklung nach verschiedene Leistenbildungen, welche in frühen Stadien ihrer Anlage von einander gesondert sind. Ich bezeichne daher die zuerst erscheinenden und am stärksten entwickelten als primäre Leisten. Sie liegen im Zwischen- und Mittelhirne. Zwei andere Leistenbildungen erscheinen

in der Oblongataregion — ich bezeichne dieselben als sekundäre und tertiäre Leisten.

I. Die Entwicklung der primären Leisten.

Es giebt Angaben, nach welchen die erste Anlage der Ganglienleisten in sehr frühen Stadien, nämlich in solchen, welche noch keine primären Somite haben, erscheint. Ich beginne daher mit der Untersuchung einiger Embryonen, bei welchen noch keine primären Somite entwickelt sind.

Stadium 1. Die Länge der Zona tergalis (Duval) dieses Stadiums ist nur um etwas kleiner, als die Länge des Primitivstreifens. In den vorderen zwei Dritteln der Zona tergalis sind die seitlichen Theile der Medullarplatte wulstartig erhoben, die mittlere Strecke kielartig eingefaltet und berührt den Achsenstrang (Taf. XI Fig. 10). Der Kiel und der Achsenstrang sind jedoch durch die ganze Länge der Zona tergalis deutlich von einander abgegrenzt. Die Wände des Kopfdarmes sind mehrschichtig, die Zellen, aus welchen sie bestehen, sind in lebhafter Vermehrung begriffen (Mitosen). Die dorsalen und die seitlichen Theile der Kopfdarmwandung sind in ihren peripherischen Zellschichten aufgelockert und zeigen verschiedene Grade der Abtrennung und des Überganges zu den freiliegenden sternförmigen Zellen des Mesenchyms[1]. Etwas hinter den Querschnittsebenen der vorderen Darmpforte bildet der Achsenstrang eine mittlere verdickte Strecke des Entoderms, welche in unmittelbarer Berührung mit dem Kiele der Medullarplatte steht. Im vorderen Drittel der Zona tergalis sind die seitlichen Theile des Achsenstranges gleichfalls aufgelockert, die Zellen, aus welchen sie bestehen, zeigen auch Bilder, welche auf einen Übergang dieser Zellen in das umgebende Mesenchym zu schließen erlauben. Lateral vom Achsenstrange liegt eine Zone des Entoderms, welche nur aus einer Reihe abgeflachter Zellen besteht, ohne Beziehung zum Mesenchymgewebe. Seitlich von dieser Zone ist das Entoderm wieder dicker und liefert Mesenchymzellen. In den hinteren Querschnitts-

[1] Im Laufe der Arbeit komme ich zum Schlusse, dass die Mesodermgebilde des Vorderkopfes nicht bloß als proximale Fortsetzungen des axialen Mesoderms zu betrachten sind, sondern aus sehr mannigfaltigen Quellen ihren Ursprung nehmen. Ich muss daher bei der Beschreibung der von mir untersuchten Embryonen auch die schon bekannten Verhältnisse des Kopfmesoderms kurz notiren.

ebenen des vorderen Drittels der Zona tergalis verliert das Mesenchym allmählich seinen histologischen Charakter und statt lose liegender Zellelemente trifft man ein mehr oder weniger kompaktes mesodermales Blatt, welches medial in die seitlichen Theile des Achsenstranges übergeht und lateralwärts im Keimwalle sich verliert.

Der Übergang vom »Mesenchym«-Gewebe zu dem »Mesoderm«-Gewebe im Kopfe früher Stadien der Vögelembryonen geschieht durch eine allmähliche Koncentration lose liegender Mesenchymzellen. In Folge dessen trifft man im Vorderkopfe Querschnittsebenen, auf welchen die Mittelblattgebilde eine solche Beschaffenheit zeigen, dass man in Verlegenheit geräth, ob bei der Beschreibung der Terminus »Mesenchym« oder »Mesoderm« anzuwenden ist. Bei Selachiern hat Rückert die Bildung von epithelartigen Lamellen aus Mesenchymgewebe beobachtet (vgl. 20, pag. 105, 174 u. f.)

An der Grenze der vorderen und mittleren Drittel der Zona tergalis und distalwärts von den Querschnittsebenen der vorderen Darmpforte erscheint die vom Achsenstrange abgegrenzte Anlage der Chorda. Ventralwärts von dieser Anlage ist das Entoderm etwas verdickt und besteht aus zwei Zellenreihen. Diese verdickte Stelle ist als Rest des Zellenmaterials des Achsenstranges zu betrachten, welcher nach der Abgliederung der Chordaanlage übrig bleibt.

Die seitlichen Theile der Medullarplatte gehen allmählich in das niedere Epithel des seitlichen Ektoderms über. In den lateralen Abschnitten scheint die Medullarplatte aus einer Reihe hoher Cylinderzellen zu bestehen. In den mittleren Strecken aber und hauptsächlich im kielartig eingebogenen Abschnitte besteht sie scheinbar aus mehreren Zellenschichten. In den dorsalen Schichten der ganzen Medullarplatte sind Keimzellen (His) reichlich vorhanden und zeigen verschiedene Phasen mitotischer Theilung. Die Theilungsebenen sind regellos gerichtet. Mitotische Theilungen fand ich, obgleich viel seltener, auch in den tieferen Schichten der Medullarplatte.

Der ventrale Kontour der seitlichen Theile der Platte zeigt unregelmäßig gelagerte und geformte Vorsprünge (Taf. XI Fig. 10 *aa*). Die Struktur derselben zeigt keinen Unterschied von der Struktur anderer Stellen der Medullarplatte. Die Zellenkerne sind in diesen Gebilden nicht in Theilung begriffen. Die Bildung dieser Vorsprünge ist also nicht als eine lokale Zellenproliferation zu betrachten. Sehr selten trifft man auf Querschnitten solche Vorsprünge auf beiden Seiten des Embryos in symmetrischer Lage. Eine solche Stelle ist in Fig. 10 dargestellt. Wenn man die Serie von dieser Stelle an

weiter verfolgt, so findet man einen unsymmetrischen weiteren Verlauf dieser Vorsprünge. Am dritten Schnitte nach hinten z. B. finde ich rechts einen zweiten Vorsprung, welcher eben so beschaffen wie der erste ist, und medialwärts vom ersten liegt. Am vierten Schnitte schwindet der linke Vorsprung, am sechsten erscheinen links drei Vorsprünge und rechts schwindet der mediale Vorsprung, der laterale rückt weiter lateralwärts etc. Mitunter trifft man ganz ähnliche Vorsprünge auf den seitlichen Theilen des Kieles. Die beschriebenen höchst unregelmäßigen Gebilde können keine weitere morphologische Bedeutung haben und dürfen nicht als die ersten Anlagen von Ganglien betrachtet werden.

Stadium 2. Zu diesem Stadium rechne ich ein Paar Embryonen, welche in nicht gefärbtem Zustande und in Alkohol untersucht keine Somiten zeigten. Die Schnitte der Serien, welche das Gebiet der vorderen Keimfalte treffen, zeigen im Allgemeinen die Verhältnisse, welche in Fig. 62. Pl. XXIX (2) von Beard dargestellt sind. Die abgegrenzten dorsalen Gebilde, welche Beard als erste Anlage der Ganglien (*ga*) bezeichnet, traf ich an einigen Schnitten: an den meisten Schnitten aber verlaufen die Grenzlinien, welche diese Gebilde abgliedern, unsymmetrisch, und an manchen nahe liegenden Schnitten fehlen die Grenzlinien ganz. Das Verhalten des Mesoderms dieses Stadiums ist im Ganzen dasselbe wie bei Stadium 1. In der mittleren Zone des Embryos erscheint durch Delamination die Coelomhöhle.

Stadium 3. Das folgende von mir untersuchte Stadium hat vier Paar Somite. Das Ektoderm ist schon durch die Bildung eines definitiven Medullarwulstes von der Medullarplatte abgegliedert. Das Coelom reicht bis zu einer Länge von 0,05 proximal von der vorderen Darmpforte. Die dorsalen und seitlichen Theile des Kopfdarmes liefern wie in vorigen Stadien Mesenchymelemente. Etwas nach vorn von den Querschnittsebenen der vorderen Darmpforte ist der Achsenstrang vom Entoderm abgegrenzt. Seine seitlichen Theile liefern wie früher Mesenchym. In den Querschnittsebenen der vorderen Darmpforte erscheint die vom Achsenstrange abgegliederte Anlage der Chorda. Die Abgliederung der Chorda schreitet also wie bekannt allmählich von hinten nach vorn; ferner trennt sich der Achsenstrang vom Entoderm in den vordersten Abschnitten dieses Stadiums bevor die Abgliederung der Chordaanlage stattfindet.

In den vordersten Abschnitten des Embryos zeigen die Medul-

larwülste nichts Erwähnenswerthes. Der Übergang der Medullarplatte in das nächstliegende Entoderm geschieht durch Umbiegung und ohne irgend welche Abgrenzungen. Weiter nach hinten findet man stellenweise Querschnitte, an welchen das Ektoderm etwas lateral vom Medullarwulste ventralwärts gerichtete zipfelartige Vorsprünge aufweist (Taf. X Fig. 6 *a*). Diese Gebilde verhalten sich sehr variabel. Sie erscheinen selten auf beiden Seiten symmetrisch. Mitunter trifft man Stellen, an welchen ihre Lage als ungefähr symmetrisch zu bezeichnen ist. Falls man aber die Serie von solchen Stellen an weiter durchmustert, so findet man die betreffenden Gebilde an den nächsten Schnitten plötzlich verschwinden, manchmal aber an einer Seite paarig erscheinen. Ich kann auch diesen Gebilden, welche von His als erste Anlage von Ganglien gedeutet und abgebildet wurden, ihrer Unregelmäßigkeit wegen keine weitere Bedeutung zuschreiben.

Eben so unkonstant und regellos sind die mitunter ziemlich scharf ausgeprägten Abgrenzungen, welche in den dorsalen Abschnitten der Medullarplatte sowie in den medialen Abschnitten des Ektoderms auch bei diesem Stadium stellenweise zu treffen sind (Taf. X Fig. 6 links *g*, *g*). Auf solchen Abgrenzungen wurden verschiedene Spekulationen über eine ektodermatische Anlage der Ganglien bei Wirbelthieren basirt. Darum ist es nöthig, diese Verhältnisse eingehender zu berücksichtigen.

Mitunter trifft man Querschnitte, an welchen man wie auf Fig. 6 zwei Grenzlinien sieht, welche einen Abschnitt des dorsalen Theils der Medullarplatte lateral vom Ektoderm und ventral von der Medullarplatte abgrenzen. Solche Bilder können die Vorstellung, dass der abgegrenzte Abschnitt eine besondere Anlage darstellt, erwecken. Allein die Untersuchung solcher abgegrenzter Strecken der Medullarplatte durch die Länge der ganzen Serie macht evident, dass dieselben durchaus keine Regelmäßigkeit aufweisen. Auf Fig. 6 z. B. ist die Medullarplatte links von einer Gruppe dorsal liegender Zellen (*c*) abgegrenzt. Der unmittelbare Übergang der Gruppe *c* zu der Medullarplatte ist nur durch die mittlere Zellenreihe vermittelt, welche von der Grenzlinie nicht durchbrochen ist. Lateral ist der Abschnitt *c* deutlich vom Ektoderm abgegrenzt. Auf der rechten Seite des Schnittes sind dagegen keine Abgrenzungen im dorsalen Abschnitte der Medullarplatte angedeutet. Am zweiten Schnitte nach hinten finde ich auf der linken Seite, dass die Grenze des Ektoderms von der Medullarplatte dorsalwärts steigt, so dass ein

größerer Abschnitt des Ektoderms in das Gebiet der Zellengruppe *c* zu liegen kommt. Zwei Schnitte weiter schwindet die laterale Grenze des Abschnittes *c* etc. Symmetrisch gelagerte abgegrenzte Abschnitte wie der beschriebene habe ich an drei von mir untersuchten Serien dieses Stadiums nicht auffinden können.

Für alle diese Grenzlinien, welche in frühen Stadien zur Erscheinung kommen, ist außer ihrer Inkonstanz noch der Umstand sehr charakteristisch, dass sie niemals zwei Gewebebezirke von verschiedenem histologischen Charakter von einander abgliedern. Bei späteren Stadien, bei welchen schon die Medullarplatte sich durch dorsalen Verschluss in ein Rohr umgewandelt hat, finden wir wieder Abgrenzungen, welche, obgleich auch in ihrer Erscheinung unkonstant, doch einen anderen Charakter haben, welcher ihnen einen wirklichen morphologischen Werth verleihen kann. Es mag sein, dass die in frühen Stadien erscheinenden Grenzlinien die Vorstufe der späteren scharfen Abgliederungen der Medullarplatte vom Gewebe der »Ganglienleisten« sind. In Folge der offenbaren Regellosigkeit aber, welche speciell bei Vögeln in diesen Erscheinungen herrscht, ist ein direkter Nachweis dafür nicht zu liefern.

Das Gebiet der Somite vom Stadium 3, welches von mir an drei Embryonen untersucht wurde, zeigte keine Gebilde, welche ich als erste Anlage der »Ganglienleisten« deuten konnte.

Stadium 4. Bei diesem Embryo mit sechs Paar Somiten stehen die Medullarwülste noch nicht im Kontakte mit einander. Bei Stadium 1 hat der Kopfdarmblindsack eine Länge von 0,1, bei Stadium 2 eine Länge von 0,25, bei Stadium 3 und 4 hat dieser Darmabschnitt resp. Längen von 0,35 und 0,5 mm. Die progressive Verlängerung des Kopfdarmes, welche man bei den beschriebenen Stadien konstatiren kann, geschieht ausschließlich durch Verlängerung seines vorderen blinden Abschnittes nach vorn. Die Lage der Darmpforte hat sich während der betreffenden Entwicklungsperiode nicht geändert. Durch Untersuchung von Sagittalserien kann man sich leicht überzeugen, dass das vordere Ende des Kopfdarmes eine starke Proliferation von Zellelementen aufweist (Mitosen), im Gebiete der Darmpforte dagegen sieht man keine Spur von solchen Wachsthumserscheinungen. Ein allmähliches Nachhintenrücken der vorderen Darmpforte geschieht erst in späteren Stadien.

An den vorderen Schnitten der Serie, welche einer Länge von 0,2 mm entsprechen, findet man die Medullarplatte als ein paariges

bilateralsymmetrisches Gebilde vor. Der dorsale, so wie der ventrale Rand jeder Hälfte geht in die seitliche Ektodermlamelle über, wie es für ein späteres Stadium auf Taf. IX, Fig. 5 dargestellt ist. Dieser Abschnitt war nicht bei den früheren Stadien vorhanden. Er hat sich folglich durch Auswachsen nach vorn der beiden ventralwärts knieförmig gebogenen Medullarwülste der vorderen Keimfalte gebildet[1]. An den vordersten Schnitten dieser Gegend ist kein Hohlraum zwischen den Medullarplatten und den ihnen anliegenden Ektodermblättchen vorhanden. Im hinteren Abschnitte erscheint dagegen zwischen den Medullarplatten und dem Ektoderm eine breite Höhlung (Fig. 5), in welcher mitunter sparsam zerstreute Mesenchymzellen anzutreffen sind.

Dieser vorderste Abschnitt des Embryo besteht also aus zwei nach vorn gerichteten Blindsäcken. Distalwärts stehen diese Säcke mit einander in ventraler Verbindung. An Querschnitten aus der Gegend dieser Verbindung finde ich, dass die hier unpaare Medullarplatte längs ihrer ventral-medialen Linie mit dem unterliegenden Ektoderm verschmolzen ist. An der Stelle der Fusion besteht die Medullarplatte, so wie das Ektoderm aus runden Zellen. Die Kerne zeigen öfters mitotische Theilungsfiguren. Seitlich von der Fusionslinie ist das Ektoderm verdickt und aufgelockert. Man trifft hier öfters Bilder, welche verschiedene Phasen der Abtrennung und des Übergangs von Ektodermzellen zu den freiliegenden Zellen des Mesenchyms dieser Gegend zeigen. Die Ektodermzellen lösen sich hier aus ihrem Verbande und treten aus der Reihe der übrigen Elemente. Sie bekommen plasmodische Fortsätze, welche scheinbar Anastomosen mit den sternförmigen Mesenchymzellen der Nachbarschaft bilden. Es ist dies eines der Beispiele von ektodermaler Herkunft des Mesenchyms, zu welchen ich in dieser Arbeit öfters zurückkehren werde.

Nach hinten trennt sich das Ektoderm von der Medullarplatte. An drei Schnitten finde ich noch das beschriebene Verhalten der Elemente des Ektoderms zum Mesenchym. Weiter distalwärts erscheint das vordere Ende des Kopfdarmes. Die Oberfläche seiner mehrschichtigen Wandung ist überall stark aufgelockert und liefert Mesenchym. Da aber auch der ventrale Abschnitt des Ektoderms

---

[1] Eine anders lautende Erklärung der Entstehung des bilateral symmetrischen Abschnittes der Medullarplatte bei Hühnerembryonen giebt MARSHALL (21, pag. 3). Ich halte diese Erklärung für unrichtig.

dieser Gegend dieselbe Erscheinung von Mesenchymproliferation zeigt, so wird hier eine scharfe Abtrennung zwischen den ventralen Theilen des Kopfdarmes und dem unterliegenden Ektoderm unmöglich. Es ist dies die Stelle der in der Litteratur vielfach erwähnten Fusion des Entoderms mit dem Ektoderm in den vorderen Abschnitten des Embryos, welche auch mitunter als eine Vorbereitung zur Bildung der Mundöffnung in diesen frühen Stadien unrichtig gedeutet worden ist. Eine solche Fusion finde ich an vier Schnitten. Weiter distal verlaufen Kopfdarm und Ektoderm getrennt von einander. Der Achsenstrang ist in diesem Stadium noch deutlich vom Kiele der Medullarplatte abgegrenzt und nur in seinen vordersten Abschnitten mit dem Kopfdarme in Verbindung.

Die Gegend der Medullarwülste zeigt Folgendes. In den vordersten Theilen des Embryos sind die medialen Abschnitte des Ektoderms etwas verdickt, weiter nach hinten erscheinen die dorsalen Theile der Medullarplatte aufrecht stehend, wie es für ein späteres Stadium auf Taf. XI Fig. 6 *gl*, Taf. VIII Fig. 8 *gl* dargestellt ist. Konstante Abgrenzungen dieser aufrecht stehenden Abschnitte *gl* von den ventralen Theilen der Medullarplatte sind nicht nachzuweisen. Die Zellen, aus welchen die Gebilde *gl* bestehen, sind in starker Proliferation begriffen, wie es durch die öfters hier vorkommenden Mitosen angezeigt wird. Die Gebilde *gl* setzen sich nicht bis zu den Querschnittsebenen der vorderen Darmpforte fort, ihre hintere Grenze liegt etwas proximalwärts.

Die beschriebenen aufrechtstehenden Abschnitte der Medullarplatte sowie die verdickten Theile des Ektoderms im Vorderkopfe des Embryos sind, wie das schon Marshall angenommen hat (21, pag. 2), die frühesten Anlagen der sogenannten Ganglienleisten der Autoren. Das wird durch die späteren Schicksale dieser Gebilde erwiesen. Distal von den beschriebenen Theilen des Embryos bestehen keine Differenzirungen der Medullarplatte, welche als Anlagen von Ganglienleisten gedeutet werden könnten.

An einigen Stellen des vorderen Kopfabschnittes des Embryos finde ich sehr überzeugende Bilder von ektodermaler Entstehung des Mesenchyms. Eine solche Stelle aus dem dorsolateralen Ektoderm ist auf Taf. XI Fig. 5 dargestellt. Die Membrana limitans interna ist in der Mitte aufgelöst. An der Stelle dieser Lücke liegen vier Zellen. Eine große runde Zelle *a* ist in Theilung begriffen. Ihr Chromatin bildet eine Äquatorialplatte. Der Leib dieser Zelle liegt noch zum Theil im Ektoderm. Die Theilungsachse ist so gerichtet, dass eines

der Tochterelemente nach stattgefundener Theilung ins umgebende Mesenchym heraustreten muss. Das Plasma zweier anderer Zellen steht in anastomotischer Verbindung mit den Plasmafortsätzen der nächstliegenden Mesenchymzellen. Auch in der Reihe der Ektodermzellen befinden sich einige Elemente in mitotischer Theilung. Die Theilungsebene der Zelle (*b*) ist ebenfalls so gerichtet, dass das Austreten eines Tochterelementes ins Mesenchym möglich erscheint.

In frühen Stadien sind solche Bilder wie das beschriebene bei Vogelembryonen nicht so oft wie bei Knochenfischen (Forellen und Hechten) zu treffen, bei welchen fast jeder Schnitt des Vorderkopfes bestimmter Stadien solche Beweise ektodermatischer Herkunft von Mesenchym liefert. Wir werden bei der Beschreibung späterer Stadien auf ähnliche Vorgänge noch zurückkommen müssen.

Ich bestätige demnach für Vögel sowie für Knochenfische die Angabe von Kastschenko (31), welcher fand, dass das Ektoderm an der Bildung von Mesenchym bei Selachierembryonen betheiligt ist.

Stadium 5. Bei Embryonen mit sieben Paar Somiten und einer Andeutung des achten Paares hat der paarige Abschnitt der Medullarplatte (Taf. XI Fig. 5) eine Länge von 0,25 mm. In den hinteren Theilen der Hohlräume zwischen Ektoderm und Medullarplatten ist das Mesenchym reicher vorhanden. Die Strecke, auf der die ventrale Fusion der paarigen Säcke stattfindet (Taf. VIII, Fig. 8), zeigt einen wesentlichen Unterschied von den Verhältnissen, welche ich für Stadium 4 beschrieben habe. Wie aus Fig. 8 ersichtlich ist, besteht die Fusionsstelle aus einer kompakten Zellenmasse (*kd*), in welche Medullarplatte sowie Ektoderm ohne Abgrenzungen übergehen. Seitlich liefert die Fusionsstelle Mesenchym. Dieses Verhalten zeigt sich an vier Schnitten der Serie. Weiter nach hinten finde ich das Ektoderm von der centralen Zellenmasse abgetrennt. Der ventrale Abschnitt der Medullarplatte bleibt aber mit *kd* in Verbindung noch auf einer Länge von acht Schnitten. Weiter distal erscheint im Centrum der Masse *kd* das Lumen des Kopfdarmes. Die Abgliederung der Medullarplatte von der dorsalen Wand des Kopfdarmes geschieht an den hinteren Schnitten dieser Gegend ganz allmählich. Durch eine Reihe von Übergängen gelangt man zu den Theilen, wo eine deutliche und kontinuirliche Grenzlinie zwischen Medullarplatte und Achsenstrang erscheint. Auf diese Übergangsstrecke komme ich unten zurück. Der vordere Abschnitt des Achsenstranges ist von der dorsalen Wand des Kopfdarmes nicht abgetrennt. Durch die ganze Strecke, auf welcher Medullarplatte

und Kopfdarm verschmolzen sind, ist eine lebhafte Mesenchymproliferation, welche von der Fusionsstelle sowie von der ganzen Wandung des Kopfdarmes ausgeht, zu konstatiren.

Der direkte Übergang der Gehirnbasis in den vordersten Abschnitt der Kopfdarmwandung bei Vögelembryonen wurde von His (29, pag. 71, 77, 83, 90) konstatirt. Kastschenko (31, pag. 453) bestätigte dasselbe für Selachier[1]. Erst in der allerletzten Zeit wurde von Sedgwick (30, pag. 579) ein Erklärungsversuch für diese räthselhafte Erscheinung gemacht. Es weicht, wie ich oben bemerkt habe, das Verhalten der Medullarplatte zu den unterliegenden Theilen bei Stadium 5 sehr von dem, was ich oben für Stadium 4 angegeben habe, ab. Die Abweichung besteht darin, dass das vordere Ende des Kopfdarmblindsackes, sowie überhaupt alle vordersten Theile des Stadiums 5 stark nach vorn zu wachsen anfangen, und es geschieht dabei eine allmähliche Differenzirung von Anlagen des ventralen Ektoderms, der ventralen Theile der Medullarplatte, sowie des Kopfdarmes von einer axialen Gewebsmasse *kd*, welche in starker Wucherung begriffen ist. So betrachtet auch diesen Vorgang Sedgwick. Auf pag. 580 sagt er Folgendes: »Like the primitive streak, it is a densely packed mass of nuclei in continuity with all the layers and organs of the body. The ectoderm, entoderm, notochord, and mesoderm, all are continuous with it; and as the primitive streak is the growing point for the hind end of the embryo, so it appears to contribute in a similar manner to the front end.«

Bei Stadium 5 kann ich ferner eine Verlängerung des Coeloms nach vorn konstatiren. Durch die oben erwähnten Kriterien überzeugte ich mich, dass die Querschnittsebene der vorderen Darmpforte ihre Stelle noch nicht geändert hat. Bei dem vorigen Stadium endete das Coelom 0,15 mm proximal von der Querschnittsebene der vorderen Darmpforte. Bei diesem Stadium hat sich die vordere Grenze des Coeloms in einer Länge von 0,8 mm von der Darmpforte entfernt. Das ist das letzte Stadium, bei welchem man die Lage der vorderen Darmpforte als unveränderlich betrachten kann. Von da an schreiten die Vorgänge der Herzentwicklung rasch vorwärts, wodurch bekanntlich ein allmähliches Nachhintenrücken der Darmpforte verursacht wird.

Das Ektoderm dieses Stadiums bekommt die Anfänge der bekannten specifischen Struktur, welche von His (27, pag. 98) beschrie-

[1] Über ähnliche Verhältnisse bei Petromyzonten vgl. Kupffer (15, pag. 485).

ben und abgebildet ward. Bei der Untersuchung der dorsalen Theile des Kopfes fand ich nicht mehr die oben beschriebenen Bilder ektodermatischer Mesenchymproliferation. Ich glaube jedoch nicht, dass die Ursache davon in der eben erwähnten Specialisirung des Ektoderms beruht, denn in späteren Stadien, sobald eine starke Entwicklung von embryonalem Bindegewebe für den Aufbau des Kopfes erforderlich wird, betheiligt sich wieder das Ektoderm an der Bildung des Mesenchyms. Etwas distalwärts von der vorderen Darmpforte bildet eine Verdickung des Ektoderms den Anfang der Bildung der Anlage des Gehörorgans.

Beard's und Rabl's Angaben entsprechend fand ich an gut konservirtem Materiale weder in diesem noch in anderen nahe liegenden Stadien die sogenannte »Zwischenrinne« (His). Diese Bildung erscheint als Artefakt bei Anwendung zu heißen Paraffins oder bei Alkoholwirkung auf ungenügend fixirte Gewebe. Der defekte Zustand solchen Materials wird sich natürlich nicht bloß durch das Vorhandensein einer Zwischenrinne sondern auch durch andere Merkmale der misslungenen Konservirung der Gewebe verrathen. Die »Zwischenrinne« spielt demnach keine Rolle weder bei der Entwicklung der Ganglien noch bei der Entwicklung des Gehörorgans. Auch Chiarugi (11, pag. 419), welcher die »Zwischenrinne« bei Embryonen von Säugern als normales Gebilde betrachtet, ist der Ansicht, dass derselben kein Antheil an der Entwicklung des Geruch- und Gehörorgans zukommt.

Die dorsalen Theile der noch breit geöffneten Medullarplatte stehen im vorderen Kopftheile wie bei Embryo 4 noch aufrecht. Die Lage der hinteren Grenze dieser aufrecht stehenden Abschnitte ist dieselbe geblieben. Sie erreichen nicht die Querschnittsebene der vorderen Darmpforte und bestehen wie früher aus rundlichen Zellen mit zahlreichen Mitosen (Taf. XI Fig. 6). Stellenweise findet man einen direkten Übergang dieser Theile in die Medullarplatte sowie in das Ektoderm (Fig. 6 rechts). Dagegen an anderen Stellen sind recht scharfe Abgrenzungen von den ventralen Theilen der Medullarplatte zu konstatiren (Fig. 6 links). Alle diese Abgrenzungen zeigen dieselbe Unregelmäßigkeit wie früher. Der wesentliche Fortschritt gegenüber dem Embryo 4 besteht aber darin, dass die seitlichen Theile der betreffenden Gebilde *gl* in Proliferation begriffen sind und stellenweise ist schon eine Neigung zur Sonderung von Zellenmassen, welche von den seitlichen Theilen sich abtrennen, zu konstatiren (Fig. 6 rechts). Die Verbindung dieser sich von ihrem

Mutterboden trennenden Zellenmassen wird eine lockere und man trifft an solchen Stellen, öfters als an anderen, Zellen in Theilung. Die Sonderung dieser Zellen ist das wirkliche Anfangsstadium des sehr rasch verlaufenden Processes der Entwicklung der sogenannten »Ganglienleisten«. Die Gegend der primären Somite vom Embryo 5 zeigt keine erwähnenswerthe Differenzirung der Medullarplatte.

Stadium 6. Bei diesem Embryo mit acht Paar primären Somiten und schwacher Andeutung eines neunten Paares erreichen die bilateral-symmetrischen Abschnitte der Medullarplatte eine Länge von 0,2 mm. Distalwärts sind an zwei oder drei Schnitten die ventralen Theile derselben mit einander verbunden und zeigen Spuren eines ventralen Nahtverschlusses. Durch die ganze Länge des Kopfes bis zu den proximalen Querschnittsebenen der Anlage des Gehörorgans stehen die Medullarwülste im Kontakte mit einander und an einigen Stellen (Taf. VIII Fig. 3) sind sie schon verwachsen. Weiter nach hinten ist die Medullarplatte noch offen.

In den vordersten Theilen des Kopfes ist die Strecke des Ektoderms, welche unmittelbar seitlich vom Medullarwulste liegt, verdickt und von eigenthümlicher Struktur (Taf. VIII Fig. 3). Dieser Schnitt ist aus der Gegend der oben erwähnten paarigen Auswüchse der Medullarplatte genommen, welche sich bei Embryo 6 schon ventral, sowie dorsal zu einem Rohre verbunden haben. Die verdickten Theile des Ektoderms sind medial mit einander verschmolzen und bestehen aus einer Zellenmasse, deren Elemente größere Kerne haben als im seitlichen Ektoderm. Manche sind in Theilung begriffen. Das Protoplasma der Zellen bietet nicht die regelmäßige charakteristische Pfeiler- und Trabekelstruktur, welche dem seitlichen Ektoderm *a* ein besonderes Gepräge giebt. Sie bildet dagegen eine schwammige Masse, in welcher sogar an sehr dünnen Schnitten die Zellengrenzen schwer zu erkennen sind. Ventral geht dieses Gewebe ohne Abgrenzung in die rechte Seite der Medullarplatte über. Der Übergang geschieht durch eine allmähliche Änderung des geweblichen Charakters. Auch in der Übergangsstrecke zwischen Ektoderm und Medullarplatte trifft man mitunter Kerne in Theilung. Einen direkten Übergang des verdickten Ektoderms in die dorsalen Abschnitte des Medullarrohres findet man auch zum Theil auf der linken Seite des Schnittes. Nun ist aber zu bemerken, dass eine Grenzlinie *b*, welche das ganze Gebiet nicht durchkreuzt, durch die Übergangsstrecke verläuft. Solche Grenzlinien zeigen auf verschiedenen nächstliegenden Schnitten der Serie die größten Varia-

tionen. Stellenweise verschwinden sie vollständig, stellenweise erscheinen sie auf beiden Seiten ausgeprägt. In den vordersten Abschnitten des Gehirnrohres werden durch diese Abgrenzungen niemals zwei Anlagen von verschiedenem gewebliehen Charakter getrennt. Diese Grenzlinien haben also denselben Charakter wie die für frühere Stadien beschriebenen Abgrenzungen im Gebiete der Medullarwülste. Ich erwähne hier, dass ich diese Verhältnisse an Schnitten von 0,005 mm Dicke untersucht habe.

Die beschriebene ektodermatische Verdickung, welche aber, wie aus der Beschreibung hervorgeht, zum Theil der Medullarplatte angehört, setzt sich nach hinten kontinuirlich in die »Ganglienleisten« fort; sie bildet ihre vordersten Abschnitte.

Um die topographische Lage der primären Leisten zu den Gehirnregionen deutlich zur Anschauung zu bringen, gebe ich hier die Beschreibung eines Wachsmodells, welches nach der Born-Strasser-schen Technik angefertigt wurde (Taf. VIII Fig. 1). Sie stellt uns die Gehirnanlage eines Embryos mit neun Paar Somiten dar. Vorn endigt das Gehirnrohr mit der Augenblasenregion (*Ab*). Der nach vorn liegende Abschnitt (*Vh*) ist zur Zeit nur angedeutet. Von der vorderen Grenze der Leisten (*gl*) verläuft ein Spalt (*f*), welcher ventralwärts bis zu der Gegend *a* reicht, wo die ventrale Hirnwand mit den unterliegenden Theilen in Verbindung steht. Diesen Spalt werde ich einfach Sutura cerebralis anterior bezeichnen, da ich eine Zersplitterung dieses Terminus in zwei Termini »Sutura neurochordalis, seu ventralis und Sutura terminalis anterior (His) für meine Zwecke überflüssig finde (vgl. 32, pag. 7). Der ganze paarige Abschnitt des Medullarrohres, sowie auch ein kurzer hinterer Abschnitt, welcher aber nicht näher zu bestimmen ist, hat sich, wie wir oben gefunden haben, im Vorderkopfe durch Auswachsen der knieförmigen ventralwärts gebogenen Wülste der Medullarplatte nach vorn gebildet. Dieser Abschnitt ist also als eine spätere Bildung aufzufassen, welche bei der ersten Anlage der Medullarplatte bei Embryonen mit zwei Paar primären Somiten noch nicht vorhanden war. Paarig wird also die ganze vordere Hälfte der Augenblasenregion angelegt. Als unpaares axiales Gebilde differenzirt sich in frühen Stadien bei Vögeln der Abschnitt der Medullarplatte, welcher den hintersten Theilen der Augenblasenregion und dem Mittelhirne angehört.

Diesen Unterschied in den Entwicklungsvorgängen der vorderen und der hinteren Abschnitte des Gehirnrohres bei den in dieser Beziehung untersuchten Wirbelthieren halte ich für einen sehr wesent-

lichen. Bei der Behandlung der Frage, welchem Gehirnabschnitte der höheren Wirbelthiere das vordere Ende des centralen Nervensystems des Amphioxus entspricht, wird man diesen Unterschied zu Rathe ziehen müssen.

Die Mittelhirnregion *Mh* ist von der Augenblasenregion, sowie von dem distalwärts liegenden Abschnitte *Ob* durch zwei Einschnürungen des Gehirnrohres *xx'* abgegliedert. Eine Untersuchung späterer Stadien ergiebt, dass distalwärts von der Einschnürung *x'* die membranöse Decke des vierten Ventrikels sich bildet. Es folgt also, dass die Grenze *x'*, welche in diesen frühen Stadien die Mittelhirnregion von der Anlage der Oblongata trennt, sich auch in späteren Stadien bewahrt. Der Abschnitt (*Mh*) des Modells ist also als definitive Anlage des Mittelhirns zu betrachten.

Die primären Leisten *Gl* bedecken die Region der Augenblasen, sowie das Mittelhirn. Der Breite nach sind sie am meisten in den breitesten Theilen des Mittelhirns entwickelt und verschmälern sich an beiden Enden. Wenn man das soeben beschriebene Modell mit einem von mir früher beschriebenen und abgebildeten Modelle eines Salmo salar-Gehirns vergleicht (33, Taf. XVII Fig. 1), so findet man eine große Übereinstimmung. Hier, wie dort, entspricht der am meisten entwickelte Abschnitt der Leisten dem Mittelhirn. Indessen beim Lachse setzen sich die Leisten weiter distalwärts in das Gebiet der Oblongata fort. Diese Fortsetzung der Leisten ist bedeutend schwächer als die vorderen Abschnitte entwickelt. Entsprechende schwach entwickelte Leisten finden wir weiter unten auch bei Vögeln (die sekundären und tertiären Leisten). Sie sind auch wie beim Lachse bedeutend schwächer als die primären Leisten entwickelt, nur ist bei Vögeln keine unmittelbare Verbindung zwischen primären und sekundären Leisten nachzuweisen. Der Umstand, dass die Leisten der Hinterhirnregion eine so schwache Entwicklung im Vergleiche mit den Leisten des Mittelhirns zeigen, ist wie oben bemerkt, sehr paradox. Denn es sind ja die Leisten des Hinterhirns (Nachhirn aut.), welche die Anlage der mächtigen Cranialganglien liefern sollen, und sie sind dennoch am schwächsten entwickelt.

Die Spinalregion dieses Stadiums wurde von mir genau untersucht, aber ich fand dabei keine Spur von Leistenbildungen.

Um die bedeutenden Variationen, welche das Gewebe der Leisten in seinem Verhalten zu den Wandungen des Medullarrohres zeigt, näher zu schildern, wähle ich die Beschreibung von drei naheliegen-

den Schnitten derselben Serie. Auf dem ersten nicht abgebildeten Schnitte finde ich einen unmittelbaren Übergang des Gewebes der Leiste in das Ektoderm, sowie in die Wand des Medullarrohres zu beiden Seiten des Schnittes.

Auf dem dritten Schnitte distalwärts (Taf. VIII Fig. 9) ist die linke Hälfte der Medullarplatte scharf von der Ganglienleiste abgegrenzt. Auf der rechten Seite finde ich, wie am vorigen Schnitte, einen direkten Übergang beider Gebilde in einander. Die vorhandene Abgrenzung hat einen anderen histologischen Charakter als die Abgrenzungen, welche ich in die dorsalen Abschnitte der Medullarplatte für frühere Stadien beschrieben habe. Die Abgrenzungen, welche auf Taf. X Fig. 6 *g* und Taf. XI Fig. 6 abgebildet sind und auf welchen die Theorien einer sehr frühzeitigen ektodermatischen Anlage der Ganglien basirt waren, trennten ganz regellos, wie oben gesagt, Gewebsbezirke von absolut identischem Charakter. Auf Schnitt Taf. VIII Fig. 9 und noch deutlicher auf Schnitt Taf. X Fig. 5 ist die von der Leiste abgegrenzte Wand des Gehirnrohres abgerundet. Sie besteht aus cylindroiden Zellen, welche den Zellen der seitlichen Theile des Gehirnrohres ähnlich sind. Der Rand der abgegrenzten Medullarplatte ist von einem eigenthümlichen Saume umgeben, welcher auch die freien Ränder der Platte umgiebt. Besonders deutlich tritt dieser Saum auf durch Haematoxylin-Eosin gefärbten Objekten hervor. Er färbt sich dabei dunkel rosa. Das Gewebe der Ganglienleiste dagegen besteht aus rundlichen Zellelementen und hat einen ganz anderen Habitus als das Gewebe des abgegliederten Abschnittes der Medullarplatte. Am Schnitte Taf. X Fig. 5 ist das Gewebe der Leiste *gl* zwischen den abgegliederten Hälften der Medullarplatte *Mp* eingekeilt.

Die Betrachtung solcher Bilder bei Selachiern veranlasste Kastschenko folgende Schilderung der Sonderung der Ganglienleisten zu geben (31, pag. 464): »Die Auflockerung und die Verschiebung der Zellen seitwärts geht so weit, dass das Medullarrohr einige Zeit lang fast keine obere Wand hat und sich zum zweiten Mal schließen muss.« Ähnliche Verhältnisse beschreibt für menschliche Embryonen ausführlich v. Lenhossék (14, pag. 9, 10) und bemerkt dabei, dass bis zur Ausscheidung des zwischen den Hälften der Medullarplatte eingekeilten dreieckigen Ganglienstrang »trotz aller Abrundung des äußeren Umrisses ist ein eigentlicher Verschluss der Medullarplatten noch nicht eingetreten«. Der eigentliche Verschluss der Medullarplatte geschieht also auch beim menschlichen Embryo erst dann,

wenn die sogenannte »Ganglienanlage« vollständig von der Anlage des centralen Nervensystems abgesondert wird.

Ich habe nahe liegende Stadien vergebens einer eingehenden Untersuchung unterworfen um eine Form zu treffen, bei welcher die Abgliederung der Medullarplatte durch die ganze Länge der Leisten vorhanden wäre. In Folge dessen muss ich annehmen, dass bei Vögeln die Gehirnanlage in Form eines geschlossenen Rohres von den Anlagen der primären Leisten stellenweise sich sondert.

Die seitlichen Theile der Leisten sind in ihrem vordersten Abschnitte scharf abgegrenzt, wie es z. B. auf Taf. X Fig. 4 für ein späteres Stadium dargestellt ist. In den mittleren und hinteren Abschnitten dagegen sind sie aufgelockert und zeigen stellenweise eine Neigung in größere Zellengruppen (Taf. VIII Fig. 9 *glgl'*) zu zerfallen. Solche in Abtrennung begriffene Zellengruppen kommen nahe zu den zerstreuten Mesenchymelementen dieser Gegend zu liegen. In diesem Stadium sind sie aber von Mesenchymzellen scharf zu unterscheiden. Sie bilden zusammenhängende Gruppen und haben keine so stark entwickelten Plasmafortsätze. Ihr Protoplasma färbt sich besser und die Kerne sind um etwas größer.

Bei Embryo 6 ist noch die Gehirnbasis mit der dorsalen Kopfdarmwandung verschmolzen. In diesem relativ späten Stadium sind aber stellenweise angedeutete Abgrenzungen erschienen, welche die Basis des Gehirnrohres von den vordersten Abschnitten der Kopfdarmwandung abgliedern. Diese Abgrenzungen erscheinen an mehreren Stellen der Verbindungsstrecke beider Anlagen auf einmal. Der Kontour der abgegliederten Basis des Medullarrohres ist kein glatter, sondern bildet verschieden gestaltete Zipfel und Vorsprünge, welche sich in späteren Stadien wahrscheinlich in Folge einer Zellenumlagerung ausgleichen. Stellenweise bildet das Medullarrohr einen Vorsprung in das unterliegende Gewebe, stellenweise ein Paar solcher Vorsprünge. An manchen Schnitten laufen diese Vorsprünge noch direkt in das unterliegende Gewebe, an anderen naheliegenden Schnitten erscheinen sie dagegen schon deutlich abgegrenzt. Das histologische Verhalten der Elemente auf solchen in Abgrenzung begriffenen Strecken zeigt erwähnenswerthe Eigenthümlichkeiten. Als Beispiel wähle ich einen Schnitt (Taf. IX Fig. 6). Das Gewebe des Medullarrohres geht an zwei Stellen *a* und *b* direkt in das unterliegende Gewebe des Achsenstranges über. Links setzt sich sogar die M. limitans medullaris eine Strecke weit auf den seitlichen Theil des Achsenstranges fort. In dieser Übergangsstrecke *a* findet man ein

Paar Zellen, deren langausgezogener Körper im Medullarrohre steckt, die Kerne dagegen im Gewebe der vorderen Kopfdarmwand sich befinden. An mit Hämatoxylin-Eosin durchfärbten Schnitten von 0,005 mm Dicke sind solche Bilder einer Auswanderung von Zellen aus dem in Abgliederung begriffenen Medullarrohr öfters nachzuweisen. Die seitlichen Theile der Kopfdarmwandung sind wie früher aufgelockert und zeigen verschiedene Phasen des Überganges ihrer Elemente in das nahe liegende Mesenchym. Am dritten von Fig. 6 distalwärts liegenden Schnitte erscheint im Centrum der Zellenmasse *c* die Höhlung des Kopfdarmes. Das Verhalten des Medullarrohres zum Achsenstrang bleibt an acht bis zehn Schnitten in demselben Zustande. Distalwärts ist eine vollständige Trennung beider Gebilde von einander zu konstatiren.

Stadium 8. Bei diesem Embryo mit neun Paar Somiten (10 Paar angedeutet) erscheint die Strecke, auf welcher das Gehirnrohr aus zwei Hälften besteht, etwas kürzer als bei Stadium 6. Eine Verwachsung der Medullarplatten ist in den ventralen Abschnitten zu Stande gekommen. Die vordersten Theile des Gehirnrohres haben sich indessen nicht bedeutend verlängert. Eine absolute Verlängerung ist dennoch zu konstatiren, denn die Strecke, auf welcher die Gehirnbasis und das Ektoderm direkt in einander übergehen, ist länger geworden. Die Augenblasengegend hat sich bedeutend verbreitert, das Gehirnrohr ist bis zu den Querschnittsebenen, welche vor der Verdickung des Gehörorgans liegen, geschlossen. Distalwärts ist die Medullarplatte noch offen.

Dorsal von der Augenblasengegend sind die »Ganglienleisten« stärker als bei Embryo 6 entwickelt. In proximalen Querschnittsebenen der Augenblasen, welche vor dem Kopfdarme liegen, erscheinen die seitlichen Theile der »Ganglienleiste« vom Ektoderm, sowie von den seitlichen Theilen des Gehirnrohres abgetrennt und bilden zwei ventral-lateral gerichtete Auswüchse (Taf. X Fig. 4 *gl*, *gl'*). Zwei andere Auswüchse (*m*,*m'*), welche von der ventralen Mittellinie ausgehen, steigen dorsal-lateral. Diese ventralen Auswüchse sind Mesenchymbildungen, welche aus der Fusionsstelle des Ektoderms mit der Gehirnbasis dieser Gegend ausgehen. Die Ähnlichkeit in der Beschaffenheit des Zellengewebes sowie in dem Verhalten der Auswüchse zum Gehirnrohre sowie zum Ektoderm, ist eine sehr große. In den terminalen Theilen des Gehirnrohres findet kein direkter Übergang beider Auswüchse in einander statt. Ähnliche Verhältnisse wie auf Fig. 4 finde ich an fünf Schnitten. Distalwärts erscheint zwischen Ektodermlamelle und Gehirnbasis der vordere

Abschnitt des Kopfdarmes, welcher in diesem Stadium noch ungefähr das oben beschriebene Verhalten zeigt.

Schon in den vordersten Abschnitten des Gehirns sind die seitlichen Theile der »Ganglienleisten« stark aufgelockert, wie es z. B. ein Schnitt (Taf. IX Fig. 8) aus der Querschnittsebene der Anlage des Lobus infundibuli (*li*) zeigt. Etwas distalwärts (Taf. VIII Fig. 10 *gl*) ist eine vollkommene Auflösung des Gewebes der Leisten in vereinzelte Zellelemente zu konstatiren. Die Derivate der aufgelösten Leisten gruppiren sich dorsal von den Mesenchymelementen *Ms* und sind in dieser Gegend noch scharf von Mesenchymzellen durch ihre Größe sowie durch die Beschaffenheit der Fortsätze zu unterscheiden. In etwas distalwärts liegenden Querschnittsebenen (Taf. VIII Fig. 2 *gl*) haben die Derivate der Leisten vollständig den Charakter von Mesenchymelementen angenommen. Es ist nur die dorsale Lage dieser Zellen, nach welcher wir die Zellengruppe *gl* als ein Derivat der hier früher vorhandenen Leisten denken können.

In den hintersten Theilen der sich auflösenden Leisten findet man zuweilen rein zufällige Gruppirungen von Zellen in kettenartige Gruppen. Diese öfters unterbrochenen und überhaupt keine Regelmäßigkeit bei verschiedenen Embryonen zeigenden Zellengruppen ziehen sich lateral vom axialen Mesenchymgewebe. Solche kettenartig gruppirte Zellen können die Vorstellung erwecken, dass es sich hier um Anlagen von Nerven handelt. Abgesehen davon, dass die Vorstellung von Embryonalnerven in Form von Zellenketten, wie es auch VON LENHOSSÉK (18, pag. 539) bemerkt hat, mit unseren modernen Kenntnissen unvereinbar ist, wird die Natur dieser Gebilde durch ihre späteren Schicksale aufgeklärt. In späteren Stadien schwinden nämlich diese Gebilde vollständig, indem die Zellen, aus welchen sie bestehen, in Elemente von absolut identischer Form mit den Mesenchymelementen zerfallen. Alle diese Zellengruppen, welche die verschiedensten Formen von Klumpen, Ketten etc. haben, können nur beweisen, dass an den Stellen, wo sie vorhanden sind, der Process der Auflösung der Leisten noch nicht vollendet ist. Der Auflösungsprocess beginnt in der mittleren Strecke der Leisten und schreitet allmählich in proximaler und distaler Richtung fort. Daher kommt es, dass wir bei Stadium 8 und etwas später bei Stadium 9, bei welchen die mittleren Theile der Leisten sich schon in mesenchymartige Elemente aufgelöst haben, noch in den hintersten Abschnitten Erscheinungen einer kompakten Gruppirung der Zellen antreffen.

Zwischen den so eben beschriebenen Stadien 6 und 8 habe ich noch einen Embryo untersucht, welchen ich als Stadium 7 bezeichne. Die Zahl der Somite von Embryo 7 ist dieselbe, wie bei Embryo 6. Die primären Leisten enden nach vorn von der Verdickung der Gehörorgananlage. Ihre mittlere Strecke ist stark in Auflösung begriffen. In den Querschnittsebenen der Gehörorgananlage, sowie der primären Somite waren keine Leistenbildungen aufzuweisen. Bei Embryo 8 dagegen finde ich in den proximalen Ebenen der Gehörorgananlage, an der Stelle, wo noch die breit offene Medullarplatte in das Ektoderm übergeht, eine Zellwucherung ganz identischer Natur mit den Wucherungen der primären Leisten. Diese Wucherung ist weitaus schwächer als die Wucherungen der primären Leisten entwickelt. Es ist dies die erste Anlage der sekundären Leisten.

Stadium 9. Bei diesem Embryo mit zehn Paar Somiten und mit Andeutung eines elften ist die Sutura cerebralis anterior nur auf den vordersten 15 Schnitten offen. Zwischen Ektoderm und dorsaler Augenblasenwand liegen lose und gruppenweise angeordnete Zellelemente (Taf. VIII Fig. 4). Viele von diesen Zellen zeigen Mitosen. Manche haben den Charakter echter Mesenchymelemente. Die anderen tragen einen mehr indifferenten Charakter, und diese letzten stehen in genetischem Verhältnisse zum Ektoderm. An manchen Stellen ist die Membrana limitans interna des Ektoderms durchbrochen. Viele ektodermale Zellen sind an solchen Stellen in Theilung begriffen, z. B. *a* und *b*. Durch solche Lücken der Membrana limitans geschieht ein direkter Übergang der Ektodermzellen, sowie ihrer Theilungsprodukte in das umgebende Mesenchym. Man kann mitunter sich theilende Zellen treffen, welche an der Grenze zwischen Ektoderm und Mesenchym liegen. Die beschriebene Strecke war in frühen Stadien durch die vordersten Abschnitte der Leisten besetzt. Es vermehrt sich also das Zellenmaterial dieser Leisten nach deren Auflösung durch nachträgliche Zufuhr von Theilungsderivaten ektodermaler Herkunft.

Die primären Leisten dieses Stadiums haben ihre Verbindung mit den dorsalen Abschnitten des Medullarrohres vollständig aufgehoben. Das Zellenmaterial, aus welchem sie bestanden, hat vollständig mesenchymatösen Charakter angenommen. Nur stellenweise kann man Zellen treffen, welche durch rundliche Form und laterale Lage als Derivate der Leisten sich dokumentiren. In den hintersten Abschnitten ist noch die oben beschriebene Anordnung der Zellen in

unregelmäßige Gruppen vorhanden. Beim Embryo 9 ist die Gehirnanlage von den unterliegenden Theilen überall scharf abgegrenzt.

Stadium 10. Bei diesem Embryo mit 12 Paar Somiten ist das Gehirnrohr vorn überall geschlossen. Ventral bleibt eine Strecke von 13 Schnitten, auf welcher die Sutura cerebralis anterior noch besteht. Das dorsale Gewölbe des Medullarrohres hat sich besonders in der Augenblasengegend stark entfaltet. Fast durch die ganze Länge der Mittelhirnregion haben die Derivate der Leisten den Charakter von Mesenchymelementen angenommen. Nur an der Stelle der hintersten Abschnitte sind sie durch kompakte Gruppirung von Mesenchymzellen noch zu unterscheiden (Taf. VIII Fig. 7 *gl*). Zwischen dieser Stelle und den proximalen Querschnittsebenen der sekundären Leisten liegt ein Abschnitt des Gehirnrohres, welcher im Gegensatze zu den Knochenfischen und wahrscheinlich auch den Selachiern keine Leistenbildungen aufweist. In dieser Strecke beginnen allmählich die Umwandlungen des dorsalen Gewölbes des Medullarrohres, welche zur Bildung der membranösen Decke des vierten Ventrikels führen. Das dorsale Gewölbe breitet sich nämlich unter allmählicher Verdünnung aus, wie es auf Taf. IX Fig. 3 von einem späteren Stadium abgebildet ist. Die Ausbildung dieser membranösen Decke beginnt proximalwärts von den Querschnittsebenen der Anlage des Gehörorgans und reicht bei Stadium 10 nur bis zu der Gegend dieser Anlage. Bei weiterer Entwicklung schreitet der Process der Verdünnung nur in caudaler Richtung fort. Die zuerst ausgebildete Strecke der verdünnten Decke entspricht also dem vordersten Abschnitte der Decke der späteren Stadien. Es ist auch der breiteste Theil der Decke überhaupt.

Das Erscheinen dieser Decke erlaubt uns mit Sicherheit festzustellen, dass die hinteren Abschnitte der primären Leisten nicht bis zum Gebiete der Oblongata reichen. Die noch durch kompakte Gruppirung gekennzeichneten Derivate der hintersten Abschnitte der Leisten liegen proximal von der Bildungsstelle der Decke des vierten Ventrikels. Es ist also schon aus dieser Erörterung wahrscheinlich, dass die primären Leisten keine Beziehung zur Ganglien- oder Nervenentwicklung haben können. Solche Beziehungen können wir nur von den Leisten erwarten, welche dem Gebiete der Oblongata gehören, d. h. von den sekundären und tertiären Leisten.

Stadium 11. Bei diesem Embryo mit 13 primären Somiten und Andeutung eines 14. ist die Sutura cerebralis anterior fast geschlossen. Alle Derivate der primären Leisten haben sich in ver-

einzelte Zellelemente, welche mit Mesenchymelementen absolut identisch sind, aufgelöst. Auch die noch im vorigen Stadium etwas vom Mesenchym differenten Zellen der hintersten Abschnitte sind vom Mesenchym nicht mehr zu unterscheiden.

Um die Auflösung der primären Leisten in vereinzelte Zellen und die Identificirung dieser Zellen mit Mesenchymelementen näher zu schildern, gebe ich auf Taf. VIII vier Schnitte aus entsprechenden Querschnittsebenen von Embryonen verschiedener Stadien. Die schon besprochene Fig. 9 zeigt die Beschaffenheit der primären Leisten *gl*, *gl'* in den hintersten Abschnitten derselben bei Stadium 6. An dem entsprechenden Schnitte vom Stadium 9 Fig. 6 sieht man, dass die Leisten *gl*, *gl'* in vereinzelte Zellen sich aufgelöst haben. Die Derivate der Leisten sind aber bei diesem Stadium sowohl durch ihre Größe als auch durch ihre intensive Färbung (Boraxkarmin nach GRENACHER) von Mesenchymzellen zu unterscheiden. Beim Stadium 10 Fig. 7 kann man mehr vermuthungsweise annehmen, dass die Zellengruppen *gl*, *gl'* als Leistenderivate zu betrachten sind. In *gl'* trifft man noch als Rest die oben erwähnte kettenartige Gruppirung der Zellen der Leisten bei ihrer Auflösung. Es ist, wie gesagt, eine rein zufällige Erscheinung, welche nicht auf allen Serien zu treffen ist. Ferner sieht man auf Fig. 7, dass das Mesenchym in diesem Stadium durch lebhafte Vermehrung (Mitosen) seiner Zellen wächst. Auf Fig. 5 schließlich ist ein entsprechender Querschnitt vom Stadium 12 (14 primäre Somiten) dargestellt. Auf diesem Schnitte ist es unmöglich, die Derivate der Leisten im einförmigen Mesenchymgewebe *m* zu erkennen.

Die Kopfregion, aus welcher diese vier Querschnitte genommen sind, entspricht der Stelle *y y'* der Fig. 1 Taf. VIII. Auf dem Sagittalschnitte Taf. X Fig. 9 des Stadiums 17, bei welchem die Anlage des Trigeminus erscheint, entspricht diese Querschnittsebene der Linie *y'md*. Diese Linie trifft den proximalen Abschnitt der Anlage des Mandibularbogens und liegt weit nach vorn von der Stelle *cn*, in welcher der proximale Abschnitt des N. trigeminus zur Entwicklung kommt. Aus diesen topographischen Erörterungen wird vollkommen klar, dass die primären Leisten mit der Entwicklung des Trigeminus nichts zu thun haben können. Dass die Entwicklung des Trigeminus ohne Betheiligung der primären Leisten vor sich geht, werden übrigens die im Kapitel III angeführten Beobachtungen darthun. Die topischen Verhältnisse der primären Leisten und ihre starke Entfaltung im Kopfe der Vogel-

embryonen ist von His auf Fig. 2 (26, pag. 417 *V*) richtig dargestellt. Seine Auffassung aber dieser Leisten *V* als Anlagen des Gangl. Gasseri ist, wie aus meinen Beobachtungen ersichtlich, unrichtig. Die Leisten *V* von His erfahren eine totale Umwandlung in Mesenchymgewebe.

Ich finde es passend schon hier am Schlusse dieses Kapitels über die zur Zeit noch schwer erklärbare Thatsache, dass die Anlage des Kopfnervensystems der Wirbelthiere zugleich auch Mesenchymgewebe liefert, mich zu äußern. Wie aus der weiteren Darstellung sich ergeben wird, liefern die sekundären und tertiären Leisten der Vogeloblongata ebenfalls Gebilde, welche man als mesodermale auffassen kann. Sie liefern keine Ganglien, sondern Stützgewebe für Nervenstämme, aus welchem sich später die Schwann'schen Scheiden entwickeln. Die wahren Kopfganglien erscheinen viel später und ihre Erscheinung ist nicht auf eine Umwandlung des Bildungsmaterials der Leisten zurückzuführen. Kastschenko fand, dass der vordere Abschnitt der Ganglienplatte der Selachier, aus welchem er das Ganglion ciliare entstehen lässt, zum Theil in Mesenchym sich umwandelt. Dieser Forscher sagt: »Es ist besonders erwähnenswerth, dass der vordere Theil der Ganglienplatte einige Zeit lang mit der Epidermis gerade an derselben Stelle, wo später die Nasengrube gebildet wird, verwachsen erscheint. Dies bestätigt scheinbar die Vermuthung einiger Forscher (Marshall 35), dass sich der Geruchsnerv aus der Ganglienplatte entwickle. Der betreffende Theil der letzteren zerfällt aber später in seiner größeren Ausdehnung in einzelne Zellen und geht in das Mesenchym über, so dass von demselben nur ein relativ sehr kleines Ganglion und zwar G. ciliare übrig bleibt.« Aus meinen Untersuchungen ist aber ersichtlich, dass bei Vögeln, und wie ich mich überzeugt habe, auch bei Knochenfischen, es nicht bloß der vorderste Theil der Ganglienplatte ist, sondern überhaupt die ganze stark entwickelte Platte, welche sich in Mesenchym umwandelt. Nach der Auflösung des vordersten Theils der Platte bleibt kein Zellenhaufen übrig, welcher als G. ciliare aufgefasst werden könnte. Die Entwicklung des Oculomotorius und des Ganglion ciliare, wie ich im dritten Kapitel zeigen werde, beginnt sehr spät und geht unabhängig von dem vorderen Abschnitte der Ganglienleisten vor sich. Aus dem Gesagten ziehe ich den Schluss, dass die primären Kopfleisten der Vögel und Knochenfische nicht als eine zusammengesetzte Anlage, welche später in zwei Anlagen

— eine Anlage von Ganglien und eine Mesodermanlage — zerfällt, aufgefasst werden können. Die Kopfleisten dieser Formen sind als eine einfache Anlage von Mesodermgewebe zu betrachten, wie etwa die mesodermliefernde Wucherung des Ektoderms im Gebiete des Primitivstreifens der Vögel. Ein in dieser Beziehung abweichendes Verhalten bei den Selachiern erscheint mir sehr zweifelhaft. Eine erneute Untersuchung würde hier nöthig sein.

Aus den Angaben einiger Forscher (z. B. Chiarugi 11, pag. 420, Kastschenko 31, pag. 463 u. A.) sowie aus meinen eigenen Beobachtungen wird ersichtlich, dass die Bildung der Leisten nicht bloß von der Ektodermstrecke ausgeht, welche die Medullarplatte umgiebt, wie es His, Beard u. a. Autoren glauben, sondern dass bei der Bildung der Leisten auch die dorsalen Abschnitte der Medullarplatte betheiligt sind. Es folgt daraus, dass es eben die Medullarplatte ist, welche wir als eine zusammengesetzte Anlage betrachten müssen. Diese zusammengesetzte Anlage zerfällt bei späterer Entwicklung in zwei so differente Anlagen, wie das centrale Nervensystem und die Anlage verschiedenartiger Gebilde bindegewebigen Charakters.

Eine vergleichende Betrachtung der Entwicklung der Medullarplatte bei Wirbelthieren zeigt aber, dass diese letzte bei der primitivsten Form, bei dem Amphioxus nicht als eine zusammengesetzte Anlage auftritt, sondern nach ihrer Abgliederung vom Ektoderm direkt die Anlage des Centralnervensystems liefert. Die Entwicklung des Centralnervensystems durch Bildung einer zusammengesetzten Anlage, hat sich also erst bei den höheren Wirbelthieren, vielleicht von den Selachiern an, hergestellt.

Ein lebenskräftiger Erklärungsversuch, auf welchem Wege diese zusammengesetzte Anlage in der Ontogenie der höheren Wirbelthiere phyletisch entstanden, bildet eine wohl schwierige Aufgabe. Die Schwierigkeit liegt hauptsächlich darin, dass zur Zeit sehr wenig Studien über die Einzelheiten der Entwicklung der Leisten in verschiedenen Klassen der Wirbelthiere vorhanden sind. Zur Zeit behandelt nur die Arbeit von v. Lenhossék (14) diese Frage von einem rationellen Standpunkt. Die Arbeiten von Beard, welche das größte vergleichend-embryologische Material berühren, sind für einen Lösungsversuch der aufgestellten Aufgabe gar nicht zu verwenden. In diesen Arbeiten ist Alles darauf gerichtet um die Ähnlichkeiten der Entwicklungsprocesse bei verschiedenen Formen hervorzuheben, die Verschiedenheiten dagegen sind kaum beachtet. Aber

das Studium der Variationen der Entwicklungsprocesse in verschiedenen Klassen der Wirbelthiere ist von größerer methodologischer Bedeutung. Nur dieses Studium wird uns thatsächliches Material zu einer näheren Kritik der ontogenetischen Methode in ihrer Anwendung bei der Lösung phylogenetischer Fragen liefern können.

Ich muss hier folgende These von Beard einer näheren Besprechung unterwerfen. In den Processen der Entwicklung der Medullarplatte bei Amphioxus und bei höheren Wirbelthieren findet Beard keine wesentlichen Unterschiede und sagt (3, pag. 902): »True the plate tends to close and form a tube before the epiblast has closed over it, that makes no difference; for it does not form a tube for a long time after its separation from the outer layer and the latter really unites over an open plate just as in Amphioxus.« Dieser Satz von Beard ist unrichtig. Im besten Falle erweitert dieser Satz unsere Kenntnisse nicht im geringsten, denn wie Goette sagt (36, pag. 25): »Der entwicklungsgeschichtliche Vergleich hat nicht sowohl die vorliegenden Verschiedenheiten der verglichenen Bildungen wegzudisputiren, sondern sie gerade als die nothwendigen Wirkungen der fortschreitenden Stammesentwicklung anzuerkennen; nicht nach einem völlig unveränderlichen Erbe unabsehbarer Generationsreihen, sondern nach der gesetzmäßig fortschreitenden Divergenz ihrer Bildung von dem gemeinsamen Ausgangspunkte aus zu suchen.«

Beard versucht durch Schematisirung zwei wesentlich verschiedene Vorgänge auf einen einzigen Typus zurückzuführen. Die Anfangsphase der Entwicklung des centralen Nervensystems bei Amphioxus besteht bekanntlich in einer histologischen Sonderung der breit eröffneten, sogar flachliegenden Medullarplatte vom Ektoderm. Diese Platte wird später allmählich dorsal vom Ektoderm umwachsen. Sobald die ektodermale Schlussnaht dorsal sich bildet geht die zweite Entwicklungsphase des Centralnervensystems, die Bildung des Medullarrohres vor sich. Diese zwei Entwicklungsphasen sind also bei Amphioxus zeitlich scharf von einander getrennt. Bei allen übrigen Wirbelthieren dagegen erreicht der Einfaltungsprocess der Medullarplatte einen sehr hohen Grad, bevor irgend welche Abgrenzungen der Platte vom naheliegenden Ektoderm zur Erscheinung kommen. Von einer Abgrenzung der Medullarplatte vom Ektoderm, d. h. von den sogenannten Ganglienleisten, kann bei höheren Wirbelthieren selbstverständlich erst dann die Rede sein, wenn die Medullarplatte vom Gewebe der Leisten histologisch different wird,

wie es z. B. auf Taf. X Fig. 5 dargestellt ist. Durch denselben histologischen Differenzirungsprocess ist auch die Abgliederung der Medullarplatte bei Amphioxus gekennzeichnet. Die in frühen Entwicklungsstadien erscheinenden örtlichen und ganz zufälligen, die ganze Dicke nicht durchschneidenden Abgrenzungen (Taf. X Fig. 6 *gg*), auf welchen hauptsächlich die Theorie einer ektodermalen Herkunft der Ganglienanlagen durch Beard basirt wurde, können nicht als Zeichen einer frühzeitigen Abgliederung gedeutet werden.

Wie aus obiger Beschreibung ersichtlich, geht bei Vögeln die wahre Abgliederung der Medullarplatte sehr spät vor sich. Sie findet erst dann statt, wenn die Medullarplatte fast ein Rohr bildet (Taf. VIII Fig. 9), an einigen Stellen sogar nicht eher, als dieselbe sich wirklich in ein Rohr umwandelt (Taf IX Fig. 2). Im letzten Falle wird die dorsale Schicht der Wand des Medullarrohrs zur Bildung der Leisten verwendet, die ventrale Schicht dagegen bleibt als Decke des Gehirns übrig. An solchen Stellen ist der Entwicklungsprocess der Leisten bei Vögeln sehr ähnlich dem Processe, welchen v. Lenhossék für den Axolotl beschrieben hat (14, pag. 20). Bei höheren Wirbelthieren ist also der Process der Bildung des Medullarrohres im Vergleiche mit dem Processe der histologischen Abgliederung der Platte von naheliegenden Ektodermgebilden beschleunigt. In dieser cänogenetischen Erscheinung besteht eben der wesentliche Unterschied in der Entwicklung des centralen Nervensystems der höheren Wirbelthiere im Vergleiche mit Amphioxus.

Vom Standpunkte dieser Verhältnisse aus gebe ich hier einige Betrachtungen darüber, wie man sich die phyletische Entstehung der zusammengesetzten Anlage des Kopfnervensystems bei höheren Wirbelthieren vorstellen kann. Kastschenko fand (31) bei Selachierembryonen das Ektoderm an der Bildung des Mesenchyms betheiligt. Wie aus meiner Darstellung ersichtlich, konnte ich diese Angabe für Vögel sowie für Knochenfische bestätigen. Man konnte annehmen, dass bei den Vorfahren der höheren Wirbelthiere ein mesenchymliefernder Abschnitt des Ektoderms allmählich eine mehr centrale Lage angenommen hat. Da bei höheren Wirbelthieren die Abgliederung der Medullarplatte vom Ektoderm im Vergleich mit dem Gange des Einfaltungsprocesses verspätet ist, so konnte man denken, dass die laterale mesenchymliefernde Ektodermstrecke in den Einfaltungsprocess der Platte allmählich eingezogen wurde. Nur aber ist dieser Vorgang durchaus nicht mechanisch zu verstehen. Der Erklärungs-

versuch muss eben zu erläutern versuchen, wie mesenchymliefernde Ektodermstrecken in den Einfaltungsprocess der Medullarplatte allmählich eingezogen wurden, also in die Tiefe rückten. Die mesenchymbildende Thätigkeit des Ektoderms an verschiedenen Regionen des Kopfes (Taf. XI Fig. 5) zeigt uns, dass die Entstehung der Cutis vom Ektoderm aus möglich ist. Man konnte also denken, dass die mesenchymliefernden Ektodermstrecken des Kopfes bei den Vorfahrenformen der höheren Wirbelthiere auf skeletoide Gebilde, deren Entstehung phyletisch von der Haut ausging und welche später in die Tiefe rückten, zurückzuführen seien. Durch eine solche Vorstellung glaube ich das Problematische des Vorganges, dass die Gehirnplatte bei höheren Wirbelthieren eine mit Mesenchymgebilden zusammengesetzte Anlage bildet, etwas abschwächen zu können. Dass ich unter skeletoiden Anlagen nicht die für höhere Formen bekannten Hautknochen, sondern vielmehr häutige Gebilde meine, versteht sich von selbst[1]. Ob die Bedeutung der »Ganglienleisten« in der Spinalregion eine andere oder vielmehr zum Theil eine andere ist, lasse ich vorläufig dahingestellt. Am Schlusse des dritten Kapitels sind noch weitere Erwägungen, welche dem Sinne obiger Hypothese nicht zu widersprechen scheinen, angeführt.

II. Die Entwicklung der sekundären und tertiären Leisten.

Die Entwicklung der sekundären und tertiären Leisten bei Vogelembryonen steht in gewissen Beziehungen zu den axialen Kopfsomiten. Ich schicke daher einige kurze Bemerkungen über das Verhalten letzterer während der ganzen von mir untersuchten Entwicklungsperiode voraus.

Die zeitliche Reihenfolge, in welcher die primären Somite beim Hühnchen erscheinen, ward, wie ich finde, von Platt (37) richtig angegeben. Das erste überhaupt im Körper des Embryo erscheinende Somit ist dasjenige, welches später in den Querschnittsebenen des zweiten Branchialbogens liegt. Medial von diesem Somit verläuft später der Vagusstamm. Demnach ist das zuerst erscheinende Somit bei Vögeln ein Kopfsomit. In Platt's Arbeit ist dieses Somit durch 1 bezeichnet, ich nenne dasselbe drittes Kopfsomit (*mt3*). Später geht

[1] Vor der Absendung meiner Arbeit erfuhr ich, dass A. Sewertzoff, unabhängig von mir, auf Grund von Untersuchungen an Pelobates zu der Vorstellung über die ektodermale Herkunft einiger Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere gelangte.

die Somitenbildung in caudaler Richtung fort, und sobald im Ganzen sechs oder sieben Somite zur Ausbildung kommen, erscheint das zweite Kopfsomit. Dieses letztere liegt unmittelbar hinter der Anlage des Gehörorgans, ventral von seinen hinteren Abschnitten, und ist daher auf Flächenbildern undeutlich zu sehen. Bei Platt ist dieses Somit durch *a* bezeichnet. In späteren Stadien bildet sich in den Querschnittsebenen dieses Somites der erste Branchialbogen. Beim Stadium 8 und 9 entsteht im axialen Mesoderm vor der Gehörorgananlage eine radiale Gruppirung von Zellen, welche als die Anlage eines vordersten rudimentären Kopfsomites der Vögel aufgefasst werden kann. Dieses Somit liegt caudalwärts vom ersten Schlundsacke und wird von mir als erstes Kopfsomit bezeichnet. In den Querschnittsebenen dieses Somites erscheint später die Anlage des Hyoidbogens. In der Arbeit von Platt ist das Somit durch *b* bezeichnet. Auf Sagittalserien habe ich mich überzeugt, dass das rudimentäre Somit sich niemals vom axialen Mesoderm vollständig abgliedert. Meine Angaben über die Kopfsomite der Vögel weichen von den Angaben von Chiarugi ab (13, pag. 83). Dieser Forscher fand bei Vögeln sowie bei Reptilien vier Kopfsomite und deutet das zuerst beim Embryo erscheinende Somit als ein Rumpfsomit. Ein Dritter mag entscheiden, wer von uns Beiden Recht hat.

Unten wird ersichtlich werden, dass die Zahl und topographische Lage der von mir so eben beschriebenen Kopfsomite der Vögel mit denselben Verhältnissen der medialen Kopfsegmente von Bombinator übereinstimmen, so weit diese letzteren uns aus den Untersuchungen von Goette bekannt sind. Da aber dieser Forscher, welchem wir die bahnbrechende Entdeckung der embryonalen Kopfmetamerie der Wirbelthiere verdanken, ausdrücklich bemerkt (39, pag. 256), dass seine an Batrachiern festgestellten Ergebnisse sich im Allgemeinen auch für Knochenfische und Vögel bestätigen lassen, so ist meine Untersuchung der axialen Kopfmetamerie der Vögel eine Bestätigung der schon im Jahre 1875 von Goette gemachten Angaben. Meine Abweichung von diesen Angaben ist eine unwesentliche. Das Mesodermgewebe, welches bei Vögeln nach vorn vom ersten Kopfsomite liegt, fasse ich nicht als einen Somiten auf. Der Lage nach entspricht dieses Mesoderm dem ersten medialen Kopfsegmente von Bombinator. Das von mir beschriebene erste Somit der Vögel entspricht demnach dem zweiten Segmente von Bombinator, das zweite der Vögel dem dritten von Bombinator etc.

Alle drei Kopfsomite der Vögel verschwinden schon in frühen

Stadien. Die Zellen lösen sich dabei aus ihrem Verbande und gehen in verschiedene Mesodermbildungen über, wie das schon Sewertzoff (40) für Pelobates konstatirt hat. Zuerst schwindet im Stadium 11 und 12 das erste Somit, dann nach einander im Stadium 14 das zweite und im Stadium 21 das dritte. Aus dem Gesagten folgt, dass die von mir beschriebenen Kopfsomite nichts mit den von Froriep (7) in späten Stadien der Entwicklung bei Hühnchen nachgewiesenen Occipitalsomiten zu schaffen haben. Die Untersuchung von Froriep beginnt mit Stadien des vierten Bruttages, deren Nackensacralhöcker-Durchmesser = 7 mm. Das letzte von mir beschriebene Kopfsomit schwindet vollkommen bei Embryonen von Stadium 21, deren Nackensacralhöcker-Durchmesser = 5,2 mm hat. Wie ich mich auf Grund mehrerer zu diesem Zwecke angefertigter Wachsmodelle überzeugt habe, geht nach dem Schwunde des letzten Kopfsomites eine allmähliche Verschiebung von Rumpfsomiten nach vorn vor sich. Mit der Beschreibung dieser in die Occipitalregion eingewanderten Rumpfsomite fängt die Untersuchung von Froriep an. Auf diese wichtigen Processe der Einwanderung von Rumpfsomiten in die Kopfregion gehe ich nicht ein. Die Untersuchung dieser Frage ist schon von Chiarugi mit großem Erfolge angegriffen worden (12, 13). Vergleiche darüber besonders Gegenbaur (8, pag. 27 u. f., hauptsächlich aber Kapitel Hypoglossus pag. 61 u. f.).

Meiner Ansicht nach ist es zur Zeit unmöglich, die Homologie der drei Kopfsomite der Vögel mit den Somiten der Selachier festzustellen. Ich will daher hier nur angeben, welche Regionen des Selachierkopfes ihrer topographischen Lage nach in Bezug auf die Gehörblase und die Visceralbogen den Regionen, in welchen die Kopfsomite der Vögel liegen, entsprechen. Die Region des ersten rudimentären Somites der Vögel entspricht der Region, welche zwischen den dritten und vierten Somiten (v. Wijhe 4) der Selachier liegt. Auf der Fig. *c* der Arbeit von Rabl (38) würde diese Region in die Querschnittsebenen der Anlage *af* fallen. Die Region des zweiten Somites der Vögel würde einer Stelle im Selachierkopfe entsprechen, welche nach vorn vom fünften Somite (4) liegt. Diese Region würde in die Querschnittsebenen der Anlage *gl* auf der Fig. *c* von Rabl fallen. Die Region des dritten Somites der Vögel würde im Selachierkopfe einer Stelle entsprechen, welche etwas nach vorn vom sechsten Somite (v. Wijhe) liegt und etwas nach vorn von *uw* auf der Figur von Rabl. Demnach würde vielleicht ihrer Lage nach das zweite und dritte Somit des Vogelkopfes dem Somite *uw*, und dem

caudalwärts nächstfolgenden Somite des Selachierembryo Fig. 13 von Rabl entsprechen.

Die sekundären Leisten, deren erste Anlage ich proximalwärts von den Querschnittsebenen des Gehörorgans bei Stadium 8 gefunden habe, sind bei Stadium 9 bedeutend stärker entwickelt. Durch die ganze Strecke der Oblongata, welche zwischen den Gehörorganen liegt, sind die Medullarwülste im Kontakte mit einander. Die sekundären Leisten beginnen nach vorn von den Gehörorganen und setzen sich eine Strecke weit unter ihren vordersten Theilen fort. Sie füllen hier den engen Raum aus, welcher sich zwischen den seitlichen und dorsalen Theilen der Medullarplatte und dem medialen Rand der Gehörorgananlage befindet (Taf. X Fig. 8 *gl*). In den peripherischen Theilen der Leisten findet man vereinzelte Zellengruppen, welche in Abtrennung begriffen sind. Die Membrana limitans medullaris reicht nur bis zu der Stelle *x* des Präparates. Dorsalwärts geht das Gewebe der Leiste ohne Abgrenzung in die Medullarplatte über. Die Membrana limitans interna des Ektoderms reicht auch nicht bis zum Medullarwulste, sie endet in *x'*. Es geht also die Leiste auch in das naheliegende Ektoderm über. Es folgt demnach, dass das Ektoderm sowie die Medullarplatte einen gleichen Antheil an der Bildung der Leisten haben.

In den hinteren Theilen des Gehörorgans, etwas proximalwärts vom zweiten Kopfsomite, erscheinen bei Stadium 9 noch andere Gewebswucherungen, welche in frühen Stadien hier nicht vorhanden waren. Es sind die ersten Anlagen der tertiären Leisten. Diese Leisten liegen in den Querschnittsebenen des zweiten und dritten axialen Somits. Die Beschreibung der Entwicklung der sekundären Leisten beginne ich mit einer Reihe von Stadien.

Im Stadium 10 werden die seitlichen Theile der sekundären Leisten länger und kommen allmählich dorsal vom axialen Mesoderm zu liegen. Die kompakt liegenden Zellen der Leisten unterscheiden sich sehr von den sternförmigen locker liegenden Mesodermzellen. Das dorsale Gewölbe des Neuralrohres zeigt an manchen Stellen das für die primären Leisten beschriebene und auf Taf. X Fig. 5 abgebildete Verhalten. Das centrale Mittelstück der Leisten nämlich ist an einigen Stellen scharf von den dorsalen Abschnitten der Medullarplatte abgegrenzt. Das Gewebe der Medullarplatte unterscheidet sich histologisch vom Gewebe des eingekeilten Mittelstückes in demselben Maße wie ich es für die primären Leisten angegeben

habe. Diese Grenzlinien sind auch niemals durch die ganze Strecke der sekundären Leisten zu beobachten.

In den Querschnittsebenen, in welchen die sekundären Leisten entwickelt sind, finde ich in den dorso-lateralen und ventralen Abschnitten des axialen Mesoderms den Anfang eines Wucherungsprocesses. Im Stadium 9 waren die Mesodermzellen der betreffenden Gegend locker vertheilt, wie es z. B. an den Stellen *c* und *d* auf dem Schnitte Taf. IX Fig. 7 eines späteren Stadiums dargestellt ist. Im Stadium 7 finde ich eine kompaktere Gruppirung der Zellen und zahlreiche Kerntheilungsfiguren. Die Stelle *b* des Schnittes Fig. 7 zeigt eine identische Wucherung des axialen Mesoderms.

Es ist das der Anfang eines sehr rasch verlaufenden Processes, welcher schon im nächsten Stadium beinahe zum Abschlusse kommt und daher bis jetzt von allen Forschern außer Goette überschen wurde.

Im Stadium 11 erreicht der erste Schlundsack das Ektoderm. Im Umkreise der Berührungsfläche dieses Schlundsackes ist das Ektoderm verdickt, zum Theil aufgelockert. Taf. IX Fig. 4 zeigt einen Schnitt, welcher nach vorn vom Schlundsacke eines etwas späteren Stadiums fällt und die hier in Betracht kommenden Verhältnisse schildert. Im Ektoderm dieser Gegend trifft man oft Mitosen, und stellenweise ist das naheliegende Mesoderm nicht vom Ektoderm abgegrenzt, z. B. auf der Stelle *a* des Präparates. Man trifft hier auf jedem Schnitte Bilder, aus welchen man mit Sicherheit schließen kann, dass Ektodermzellen sich abtrennen und ins Mesoderm übergehen. Im Umkreise der Berührungsfläche des ersten Schlundsackes mit dem Ektoderm wird also Mesenchym durch Ektodermproliferation gebildet. Die sehr dünne Mittelplatte des Mesoderms dieser Gegend kommt an manchen Stellen nahe an das in Wucherung begriffene Ektoderm zu liegen. Eine Abgrenzung beider sonst so differenten Gebilde wird an solchen Stellen unmöglich, wie z. B. an der Stelle *a* des Präparates. Die vom Ektoderm sich abtrennenden Zellen kommen zwischen die aufgelockerten Zellen der durchlöcherten Mittelplatte zu liegen und es entsteht dadurch das Bild einer Fusion der Mittelplatte mit dem Ektoderm. Ähnliche Bilder trifft man auch unmittelbar hinter dem Schlundsacke.

Die am stärksten entwickelten Theile der sekundären Leisten liegen hinter dem Schlundsacke. In diesem Stadium ist eine Berührung zwischen dem distalen Ende der Leiste und der Gewebs-

masse, welche durch die Wucherung des axialen Mesoderms entstanden ist zu konstatiren. Taf. IX Fig. 2 zeigt einen Schnitt aus dieser Gegend. Man erkennt deutlich die Stelle, an welcher beide Gebilde: sekundäre Leiste und Mesodermwucherung, mit einander in Berührung kommen. Es ist der Punkt *g*; dorsal liegt das Gewebe der Leiste, welches aus etwas größeren und runden Zellen besteht, ventral von *g* liegt das Gewebe, welches aus Mesodermproliferation entstanden ist. Die Zellen dieses Gewebes sind in den peripherischen Schichten *p* spindelförmig ausgezogen und liegen sehr kompakt. In den centralen Theilen *c* und dorsal von der Aorta descendens sind sie dagegen rundlich, in den medialen sternförmig und liegen locker, wie überhaupt indifferente Mesodermzellen. Der Übergang von den peripherischen spindelförmigen Zellen zu den sternförmigen medialen ist durch die verschiedensten Zwischenformen vermittelt. Zahlreiche Mitosen in den centralen Theilen dieses Gewebes zeigen, dass der Wucherungsprocess in diesem Stadium weiter geht. An der Stelle *f*, wo das Mesodermgewebe nahe ans Ektoderm zu liegen kommt, findet man zwischen beiden Gebilden keine Abgrenzung. Die Fusion ist durch dieselben Ursachen, wie die oben beschriebene Fusion des Ektoderms mit der Mittelplatte, bedingt (Taf. IX Fig. 4). Das hinter dem Schlundsacke in Wucherung begriffene Ektoderm liefert Mesenchymzellen und ist daher von naheliegenden Mesodermgebilden nicht abzugrenzen. Ein stark vergrößertes Bild aus der Umgebung des Schlundsackes finde ich überflüssig zu geben, weil diese »branchial sense organs« schon genügend abgebildet worden sind.

Der Wucherungsprocess des axialen Mesoderms, welcher das Gewebe der spindelförmigen Zellen liefert, erstreckt sich durch die ganze Strecke des Embryos, auf welcher die sekundären Leisten zu treffen sind. Die Durchmusterung dieser Strecke ist sehr lehrreich, weil man auf verschiedenen Querschnittsebenen desselben Embryos diesen Wucherungsprocess in verschiedenen Phasen beobachten kann, und ganz allmähliche Übergänge des kompakten Gewebes *a* in das lockere Mesodermgewebe finden kann. Die Fig. 7 Taf. IX zeigt einen Schnitt einer anderen Serie, welcher etwas nach vorn vom Schnitte Fig. 2 fällt. Das Zusammenfließen des Gewebes der Leiste *gl* mit dem kompakten Gewebe *a*, welches durch Proliferation vom Mesoderm entstand, geschieht an der Stelle *g* des Präparates. Ventral findet man einen ganz allmählichen Übergang des kompakten Gewebes *a* in das lockerer gefügte und in Wucherung begriffene

Gewebe *b*. Das letzte geht ganz allmählich in das Mesenchymgewebe *c* und *d* über.

An verschiedenen Schnittserien der den Stadien 10 und 11 entsprechenden Entwicklungsperiode finde ich, dass die radiale Gruppirung der Zellen des ersten rudimentären Kopfsomiten allmählich schwindet und durch Bildung von kompakten Gewebsmassen in die Formation der Gewebsmasse *a* der Figuren übergeht. Hinter dem Schlundsacke (Taf. IX Fig. 9) geht das Gewebe *a* in die Mittelplatte *mp* kontinuirlich über.

Aus den Untersuchungen der letzten Jahre ist die Vorstellung entstanden, dass das Ganze soeben von mir beschriebene Gebilde einen Auswuchs des Gehirnrohres darstelle. Dieser Auswuchs sollte allmählich in ventrolateraler Richtung sich fortsetzen und das Ektoderm seitlich vom axialen Mesoderm erreichen, mit welchem er auf der Höhe der Chorda eine Fusion bildete. Der Auswuchs ward als Anlage eines Nerven oder eines Ganglions gedeutet, die Fusion als ein rudimentäres Sinnesorgan (branchial sense organ) betrachtet (1, pag. 104, 106). Alle diese irrthümlichen Deutungen entstanden in Folge ungenügender Anzahl der untersuchten Stadien.

Es mussten jedoch bei der Durchmusterung einer genügend dünnen Schnittserie eines nahe liegenden Stadiums jedem Beobachter folgende mit obigen Deutungen unvereinbare Erscheinungen sofort in die Augen fallen.

1) Die sekundäre Leiste ist niemals bei Vögeln so stark entwickelt, dass sie die ganze Gewebsmasse liefern könnte, welche als scheinbar einheitliches Gebilde, das dorsale Gewölbe des Medullarrohres mit dem sogenannten »branchial sense organ« verbindet.

2) Das Gebilde, welches man als Anlage eines Nervs oder Ganglions gedeutet hat, geht medial ohne irgend welche Abgrenzungen in das axiale Mesoderm über und kann folglich nicht als eine gesonderte Anlage gedeutet werden.

3) Das betreffende Gebilde geht allmählich hinter dem Schlundsacke auch in die Mittelplatte über.

Was das »branchial sense organ« speciell betrifft, so sollte die leicht konstatirbare Fusion der Mittelplatte mit dem Ektoderm vor dem Schlundsacke zum Schlusse führen, dass die sogenannten »branchial sense organs« der frühen Stadien eigentlich Fusionsstellen der heterogensten Gebilde mit einander darstellen. Die weitere Untersuchung dieser Fusionsstellen ergiebt ferner, dass sie in den nächsten Stadien schwinden, also absolut nichts mit den

viel später erscheinenden Fusionen der Cranialnerven, welche in späten Entwicklungsstadien der Wiederkäuer von Froriep (6) entdeckt wurden, zu thun haben. Für die Vögel wurden diese spät erscheinenden Fusionen von Kastschenko (5) bestätigt und gründlich untersucht.

Im Stadium 12 sind die oben beschriebenen Vorgänge so weit fortgeschritten, dass eine Unterscheidung zwischen Leistenderivaten und den Gebilden des axialen Mesoderms unmöglich wird. Das Gewebe der Leisten verwandelt sich auch in spindelförmigen Zellen. Den dadurch entstandenen Gewebsstreif (Taf. IX Fig. 9 *gl amp*), welcher lateral von dem übrig gebliebenen axialen Mesoderm liegt und das Gewölbe des Medullarrohres mit der Mittelplatte *mp* verbindet, nenne ich »ersten periaxialen Strang«. Der distale Abschnitt dieses Stranges steht noch in scheinbarer Fusion mit dem Ektoderm. Eine genaue Untersuchung mehrerer naheliegender Stadien ergiebt zuweilen eine Lageänderung dieser Fusionsstelle gegenüber dem Schlundsacke, was mit der Natur dieses variabelen Gebildes im besten Einklange steht.

In den hinteren Abschnitten, wo der Strang in die Mittelplatte übergeht, erscheint eine Verdickung der Mittelplatte. Es ist die Anlage des proximalen Abschnittes des Hyoidbogens. Die sekundäre Leiste steht noch in inniger Verbindung mit dem Medullarrohre. Die letzten Spuren des ersten axialen Somiten sind verschwunden.

Stadium 13. Bei Embryonen mit 15 Paar primärer Somite trennt sich die sekundäre Leiste vollständig vom Gehirnrohre ab, zwischen beiden Gebilden erscheint eine M. limitans. Die Hauptmasse des Gewebes sammelt sich allmählich in die ventro-lateralen Abschnitte des Embryos — ein Vorgang, welcher offenbar auf Zellen-Umlagerung beruht.

Im Stadium 15 sind keine Verbindungen mehr zwischen Ektoderm und den anliegenden Mesodermmassen des periaxialen Stranges zu beobachten. Das »branchial sense organ« ist also geschwunden, das Ektoderm wird überall in der Umgebung des Schlundsackes von den Mesodermgebilden durch eine M. limitans scharf abgegrenzt. Die Anlage des Hyoidbogens (Taf. IX Fig. 3 *Hy*) ist vollständig ausgebildet.

Aus der Entwicklung des ersten periaxialen Stranges bei Vögeln, welche ich soeben dargestellt habe, wird ersichtlich, dass dieser letzte identisch ist mit dem Gebilde, welches Goette bei Bombinator (39, pag. 206, 216, 223 etc.) als zweites äußeres oder laterales

Segment bezeichnet. Die Lage beider Gebilde in Bezug auf die Schlundsäcke, das Gehörorgan und der direkte Übergang des distalen Abschnittes beider Gebilde in die Anlage des Hyoidbogens sind identisch. Aus einer kurzen Bemerkung (pag. 256 l. c.) von GOETTE ist ersichtlich, dass er den von mir beschriebenen periaxialen Strang auch bei Vögeln untersucht hat. Bezüglich der Genese beider Gebilde ist zwischen meinen Angaben und den Angaben von GOETTE der Unterschied zu notiren, dass ich den proximalen Abschnitt des periaxialen Stranges aus der sogenannten »Ganglienleiste« entstehen sah, während GOETTE das ganze zweite laterale Segment als eine Proliferation des axialen Mesoderms, des zweiten inneren Segments, betrachtet. Für den mittleren und distalen Abschnitt des ersten periaxialen Stranges bestätige ich demnach den Entwicklungsmodus, welchen GOETTE angab — diese Abschnitte entstehen als Derivat des axialen Mesoderms[1].

In frühen Stadien der Ausbildung der tertiären Leisten, welche hinter der Gehörorgananlage bei Stadium 9 auftreten, finde ich stellenweise sehr deutliche Abgrenzungen der Medullarplatte vom keilförmigen Mittelstücke der Leisten. Die Abgrenzungen erinnern sehr an das auf Taf. X Fig. 5 dargestellte Verhalten der primären Leisten.

Bei Stadium 7 ist das Gebiet der tertiären Leisten durch einen Zwischenraum von etwa 12 Schnitten der Serie, auf welchen keine Leistenbildungen vorhanden sind, vom Gebiete der sekundären Leisten getrennt. Die hintere Grenze der tertiären Leiste liegt im Bereiche des vierten Somites. Hier ist sie sehr schwach entwickelt. Sie bildet keine kompakten Zellenmassen, wie z. B. auf Taf. X Fig. 7 *gl*, sondern besteht aus zwei, drei Zellen, welche zwischen Ektoderm und Medullarrohr liegen.

Die Mittelplatte des Mesoderms in den Querschnittsebenen des zweiten und in schwächerem Grade des dritten Kopfsomites zeigt wichtige Veränderungen. An den Stellen der Mittelplatte, wo das Hautfaserblatt in das Darmfaserblatt übergeht, erscheint eine Zellen-

[1] Nur zögernd entschloss ich mich, die Terminologie von GOETTE in meiner Arbeit zu verlassen und anstatt der Bezeichnungen »laterale Segmente« die mehr indifferenten Termini: »periaxiale Stränge« einzuführen. Diese Umänderung der Terminologie wird sich aber, wie ich glaube, rechtfertigen. Es besteht, wie wir weiter sehen werden, in verschiedenen Wirbelthierklassen zwischen den entsprechenden lateralen Segmenten des Kopfes keine komplete Homologie.

wucherung (Taf. X Fig. 7 *w*), was durch die zahlreichen Mitosen dieser Gegend angezeigt wird. Es bilden sich Zellengruppen *w*, welche in dorsaler Richtung gegen die ventral-lateral wachsende tertiäre Leiste *gl* ziehen. Fig. 7 zeigt diese Erscheinung für eine Querschnittsebene des dritten Kopfsomites. Man sieht im Gewebe der Mittelplatte einige Zellen in Theilung, so wie das lockere Gefüge dieses Gewebes.

Bei Stadium 11 verbreitet sich der Process der Leistenbildung in die vorderen Abschnitte des Gehirnrohres; in Folge dessen verbinden sich bald die vorderen Theile der tertiären Leisten mit den hinteren schwach entwickelten Theilen der sekundären Leisten.

In den hinteren Querschnittsebenen des Gehörorgans bilden die tertiären Leisten dieses Stadiums mächtige Auswüchse, welche die oben erwähnten Zellenwucherungen der Mittelplatten erreichen. Durch dieses Zusammenfließen beider Gebilde entsteht hinter dem Gehörorgane auf jeder Seite ein Gewebsstrang, welcher in schiefer distal-ventraler Richtung zieht und das Gewölbe des Gehirnrohres mit der Mittelplatte verbindet. An gut orientirten schräg horizontalen Serien, deren Schnittfläche entsprechend dem Neigungswinkel der betreffenden Gewebsstränge orientirt ist, kann man das Verhalten der Stränge zu den nächstliegenden Mesodermgebilden genau erkennen. Taf. X Fig. 10 stellt uns einen solchen schräg horizontalen Schnitt dar. Die proximalen Abschnitte des Stranges *gl* bilden eine kompakte Masse aus spindelförmigen Zellen, welche als Derivat der tertiären Leisten zu betrachten ist. Dieses Gewebe verläuft dorsal und lateral vom zweiten Kopfsomite *mt2*, welches schon zu dieser Zeit in Reduktion begriffen ist. Die radiale Anordnung seiner Zellen ist schon zum Theil verwischt. Das Gewebe der Leiste geht durch alle möglichen Übergangsformen der Zellen in das Gewebe *w*, welches durch die Wucherung der Mittelplatte entstanden ist, über. Eine Abgrenzung des Gewebes des Stranges *glw* vom Gewebe des axialen Mesoderms ist auch in medialen Theilen unmöglich.

Auch in den Querschnittsebenen des dritten Metamers dieses Stadiums (Taf. X Fig. 1) ist eine Vereinigung beider Gewebswucherungen zu Stande gekommen. Die spindelförmigen Zellen der Leiste *gl* vereinigen sich mit ähnlichen Zellelementen, *ww'*, welche aus der Mittelplatte entstanden sind. Die beiden Fig. 7 und 1 zeigen zwei naheliegende Phasen des ontogenetischen Vorganges in genau entsprechenden Querschnittsebenen der Stadien 10 und 11. Die Zellen-

kette, welche das Gewölbe des Gehirnrohres mit der Mittelplatte des dritten Kopfsomites verbindet, ist dorsal aus den Zellen der Leisten entstanden. Man findet rechts von *gl* Übergangsformen zwischen den rundlichen Zellen, welche für das Gewebe der Leisten charakteristisch sind, und den spindelförmigen Zellen der Mittelstrecke *w'*. Ähnliche Übergangsformen trifft man auch an der Stelle *w* der Wucherung der Mittelplatte.

Die Verbindung des Gewölbes des Medullarrohres mit den Mittelplatten im Gebiete des zweiten und dritten Somites geschieht also durch Bildung eines Gewebsstranges, welcher, wie es für die sekundäre Leiste der Fall war, sich aus zwei Quellen bildet: aus dem Gewebe der Leiste und des durch die Wucherung der Mittelplatte entstandenen Mesoderms. Ich nenne diesen Strang zweiten periaxialen Strang.

Im Gebiete des vierten Somites des betreffenden Stadiums verlaufen ähnliche Vorgänge. Die Leisten dieser Gegend sind, wie gesagt, sehr schwach entwickelt, daher kommt es hier niemals zur Bildung einer kontinuirlichen Zellenkette, wie auf Taf. X Fig. 1. Man trifft hier vereinzelte, spindelförmig stark ausgezogene Zellen, welche dorsal-lateral vom Somite ziehen.

In der Entwicklungsperiode der Stadien 12 bis 14, zu welchen ich Embryonen mit 14 und 16 Paar Somiten rechne, tritt eine allmähliche Koncentration des Gewebes der periaxialen Stränge im Bereiche der proximalen Theile der künftigen Anlage des ersten und zweiten Kiemenbogens auf. Diese Koncentration des Gewebes geschieht offenbar durch Umlagerung von Zellen. An verschiedenen Embryonen dieser Stadien findet man eine allmähliche Verminderung der Gewebsmassen in den dorsalen Abschnitten, welche mit der Ansammlung von Gewebe in ventral-lateralen Abschnitten gleichen Schritt geht. Die proximalen Abschnitte der tertiären Leisten, welche sich in den mittleren und hinteren Strecken der Gehörorgananlage vom Gehirnrohre abtrennen, bilden einen kompakten Strang von spindelförmigen Zellen, *gl* Taf. IX Fig. 3 (späteres Stadium). Dieser Strang verläuft schief in ventral distaler Richtung und geht, wie gesagt, allmählich in das lockere Gewebe, wo der proximale Abschnitt des ersten Kiemenbogens erscheint (Taf. IX Fig. 1 *br*), über; hier ändern auch allmählich die Zellelemente ihre Form und werden rundlich, wie die übrigen Zellen dieser Gegend. Im Gebiete des dritten Kopfsomites ist die Zellenkette, welche bei Stadium 11 hier

vorhanden war, geschwunden. Alle diese Zellen haben sich in das Gebiet der Mittelplatte verschoben, woraus die Vergrößerung der Gewebemasse der Mittelplatte sich erklärt.

Im Stadium 14 mit 16 Somiten berührt der zweite Schlundsack das Ektoderm. Im Umkreise der Berührungsfläche sind mesenchymliefernde Ektodermproliferationen zu beobachten. Die Verhältnisse sind dabei dieselben wie diejenigen, welche ich für den ersten Schlundsack beschrieben habe. In Folge der Auflockerung des Ektoderms an der Stelle dieser Proliferation ist sie nicht von naheliegendem Mesodermgewebe des periaxialen Stranges abzugrenzen, und es entsteht dadurch wieder das Bild eines »branchial sense organs«, welches genau dieselbe Beschaffenheit und denselben morphologischen Werth wie das oben beschriebene hat.

Im Stadium 15, zu welchem ich die frühesten Stadien der Kopfkrümmung rechne, ändert der proximale Abschnitt der tertiären Leiste seine Lage in Bezug auf das Gehörorgan und steht dicht hinter demselben und in einiger Entfernung von der Wand des Gehirnrohres. Diese Verschiebung ist zum Theil auf die oben erwähnte Umlagerung des Gewebes in das Gebiet der Anlagen der Visceralbogen zurückzuführen, zum Theil aber kann sie als Folge der in diesem Stadium vor sich gehenden Kopfkrümmungen betrachtet werden. Der Umstand, dass der proximale Abschnitt des zweiten periaxialen Stranges in späteren Stadien sich vom Gehirnrohre entfernt, verträgt sich nicht besonders gut mit der Deutung dieses Gebildes als Anlage eines Ganglions oder Nerven!

Aus dieser Darstellung wird ersichtlich, dass der zweite periaxiale Strang der Vögel dem dritten und einem Theile des vierten lateralen Segmentes von Bombinator entspricht (39, pag. 225). Die Mesodermwucherungen der Mittelplatte im Bereiche des zweiten und dritten axialen Somites des Vogelkopfes, welche den mittleren und distalen Abschnitt des zweiten periaxialen Stranges bilden, sind nicht von einander getrennt. Diese Wucherungen bilden also bei Vögeln, nicht wie bei Bombinator, zwei segmental gelagerte Anlagen, sondern sind als eine einheitliche Bildung aufzufassen. Auch die tertiäre Leiste, welche zum Theil den proximalen Abschnitt des zweiten periaxialen Stranges bildet, zum Theil aber, nämlich in den Querschnittsebenen des dritten Kopfsomites in den distalen Abschnitt des Stranges gelangt, ist nicht segmentirt. In späteren Stadien spaltet der dritte Schlundsack den distalen Abschnitt des zweiten periaxialen Stranges in zwei Stränge: der vordere Strang geht in die Anlage

des ersten Branchialbogens über, der hintere in die Anlage des zweiten Branchialbogens. Die Anlage des zweiten Branchialbogens wird aber (39. pag. 225) bei Bombinator durch eine Abzweigung des vierten lateralen Segmentes gebildet. Der zweite periaxiale Strang der Vögel entspricht also dem dritten lateralen Segment und der vorderen Abzweigung des vierten von Bombinator. Es besteht also keine komplete Homologie zwischen den lateralen Segmenten in verschiedenen Wirbelthierklassen. Diese Verhältnisse, welche auf einer Reduktion der hinteren Visceralbogen bei Vögeln beruhen, bedingen auch eine unten zu besprechende Abweichung in der Entwicklung des Vagus bei diesen letzten im Vergleiche mit Bombinator.

III. Die Anfangsstadien der Entwicklung einiger Cranialnerven.

Ich gehe zu meinen Beobachtungen über die weitere Umwandlung der periaxialen Stränge, welche während der zweiten Entwicklungsperiode vor sich geht. Zu dieser Periode rechne ich eine Reihe von Stadien mit ausgesprochener Kopfkrümmung, welche mit Embryonen, deren frontoparietaler Durchmesser 4,5 mm hat, abschließt. Während dieser Periode beginnen die Processe, welche ich als eine Vorbereitung zur Entwicklung von Nerven betrachte, und am Ende findet die wirkliche Entwicklung der Nerven statt; dieser Process wird durch das Erscheinen der Neuroblastenfortsätze angezeigt.

Während der Schlussstadien der ersten Periode liegt, wie oben beschrieben, der erste periaxiale Strang unmittelbar vor dem Gehörorgane an der Wand des Gehirnrohres. Er setzt sich distal unter allmählicher Verdickung in die Anlage des Hyoidbogens unmittelbar fort. Der proximale Abschnitt dieses Stranges spielt, wie wir unten sehen werden, eine gewisse Rolle bei der Entwicklung des Nervus facialis. Nach vorn von diesem Strang bleibt eine Strecke der Oblongata, die bis zur hinteren Grenze des Mittelhirns reicht und in welcher keine Leisten zur Entwicklung kamen. Es ist das die Stelle der Oblongata, wo die Entwicklung des Trigeminus vor sich geht. Ich beginne mit der Beschreibung dieses Processes für die ganze von mir untersuchte Entwicklungsperiode.

Bei verschiedenen Embryonen in den Anfangsstadien der Kopfkrümmung (Stadium 14—15) ist eine Vermehrung des Mesodermgewebes in der Nähe der Oblongatawand zu konstatiren. Ferner finde ich eine Umwandlung der Form der hier liegenden Mesodermzellen.

Auf Querschnitten dieser Gegend, welche, wie gesagt, nach vorn vom ersten periaxialen Strange liegt (Taf. XI Fig. 7), sieht man an manchen Stellen, dass die sternförmigen Zellen des embryonalen Bindegewebes eine Spindelform annehmen. Diese Spindelzellen sind durch alle möglichen Formübergänge mit den in ihrer Nähe liegenden sternförmigen Zellen verbunden (*c* Fig. 7). Die Bildung dieser Zellen geschieht nicht an einer bestimmten Stelle der Oblongatawand, sondern erscheint in einem ziemlich großen Rayon der betreffenden Gegend auf einmal. Mitunter findet man solche Spindelzellen auch in der Nähe der dorsalen Abschnitte der Oblongata, z. B. auf der Stelle *a* des Präparates. Neben dieser Formumwandlung der Zellen besteht auch, wie gesagt, eine starke Vermehrung derselben (Mitosen). In Folge dieses Vermehrungsprocesses erscheinen allmählich Koncentrationen von Gewebe in unmittelbarer Nähe des Gehirnrohres (Fig. 7 *b*), sowie auch lateral in der Gegend der spindelförmigen Zellen. Der in der Nähe der Oblongatawand gebildete Zellenhaufen liegt unmittelbar dorsal von der Vena jugularis (*j*). Er besteht aus rundlichen Zellen, welche jedoch in den peripherischen Theilen Übergangsformen zu den umgebenden sternförmigen Zellen zeigen. In dem dorsalen Abschnitte *b* besteht dieser Zellenhaufen ausschließlich aus spindelförmigen Zellen. Der beschriebene Zellenhaufen ist scharf vom Gewebe der Oblongata durch die Membrana limitans medullaris abgegrenzt.

Wie aus der Beschreibung folgt, verlaufen alle diese Vorgänge im embryonalen Bindegewebe. Kastschenko (5, pag. 270) giebt die Rekonstruktion der von mir soeben beschriebenen Gegend für ein nahe liegendes Stadium. Er beschreibt eine Gruppe von Zellensträngen, welche von der dorsalen Oberfläche des Hinterhirns ausgehen. Er konnte acht bis zehn Stränge zählen, bemerkt aber dabei, »dass die Zahl derselben ganz sicher nicht festgestellt werden kann, weil sie zum Theil sich kreuzen und nicht überall scharf von einander getrennt sind«. Es giebt in der That ein bestimmtes Stadium, bei welchem die Verhältnisse der von mir beschriebenen Differenzirung des embryonalen Bindegewebes mit der Beschreibung von Kastschenko übereinstimmen. Dieser Forscher kannte aber die Anfangsstadien des Entwicklungsprocesses der von ihm beschriebenen Zellenstränge nicht. In Folge dessen betrachtet er dieselben als Anlage des Ganglion Gasserii und konnte ihre mesodermatische Herkunft nicht nachweisen.

In der Entwicklungsperiode der Stadien 16, 17 und etwas

später wächst der Kopf der Embryonen sehr stark. Das Bindegewebe, welches das Gehirn umgiebt, wird bedeutend mächtiger. Eine Zufuhr von neuem Material liefert außer der Vermehrung der Zellen dieses Gewebes auch das Ektoderm. Fast auf jedem Schnitte des Vorderkopfes sieht man an manchen Stellen des Präparates, dass das Ektoderm medialwärts gerichtete Vorsprünge bildet. Man trifft Bilder der Abtrennung von Zellen von diesen Vorsprüngen und des Übergangs dieser Zellen in das umgebende Mesodermgewebe. Mitunter beobachtet man auch die Zellen dieser Vorsprünge in Theilung begriffen. Es sind also wieder in diesen relativ späten Stadien mesodermliefernde Ektodermproliferationen zu konstatiren. Die hier beschriebenen Vorsprünge sind ganz ähnlich den Gebilden *d* auf Taf. X Fig. 2. Daher fand ich eine specielle Zeichnung davon als überflüssig. Ich bemerke nur, dass sie ganz regellos in den vorderen und dorsalen Abschnitten des Kopfes zerstreut sind. Die Gebilde *d* (Taf. X Fig. 2) liegen in der Supraorbitalregion, wo ein Nerv künftig erscheint. Ganz ähnliche Vorsprünge sind aber auch an anderen Stellen, wo keine Nerven zur Entwicklung kommen, zu konstatiren.

Im Stadium 17 sind die oben beschriebenen Processe der Umwandlung und der Proliferation von Bindegewebe schärfer lokalisirt. Es wird dadurch möglich, die Richtung des Verlaufs dieser Processe näher zu bestimmen. Bei der Untersuchung von Sagittalserien, sowie von solchen Querschnittserien, deren Schnittflächen parallel einer Linie, welche das Gehörorgan mit dem dorsalen Augenrand vereinigt, orientirt sind, sieht man die entstehenden spindelförmigen Zellen nach zwei Richtungen sich ordnen. Es wird (Taf. X Fig. 9) ein Strang von Zellen *bn* gebildet, welcher ventralwärts sich zieht und im proximalen Abschnitte des Mandibularbogens sich verliert. Ein anderer Strang (*an*) verläuft oberflächlich in der Nähe der Haut und in der Richtung der Supraorbitalregion. Im betreffenden Stadium ist dieser letzte noch sehr schwach entwickelt. Beide Stränge divergiren von einem gemeinsamen Centrum (*cn*), welches der oben beschriebene Zellenhaufen (Taf. XI Fig. 7 *b*) ist. Dieser Zellenhaufen ist in diesem Stadium eben so scharf wie früher von der Oblongatawand durch die Membrana limitans abgegrenzt.

Auf dem Sagittalschnitte (Taf. X Fig. 9) sieht man, dass die Stelle *cn*, von welcher die beiden Stränge divergiren, weit nach vorn liegt von der Stelle, wo der erste periaxiale Strang *p x* 1 zu der Oblongatawand angelagert ist. Der Strang *bn* besteht nur in

seinen centralen Theilen aus mehr kompakt liegenden spindelförmigen Zellen. Peripherisch dagegen sind seine Elemente locker zusammengefügt. In der Reihe der typischen spindelförmigen Zellen trifft man alle Übergänge zu den sternförmigen Zellen des umgebenden Bindegewebes. Der Übergang des Stranges in das Bindegewebe ist also ein allmählicher. Das erklärt sich auch durch den Process der Entwicklung dieses Stranges. Eine lokale Differenzirung von embryonalem Bindegewebe ist im Momente ihrer Entstehung begriffen.

An Querschnitten, welche, wie oben angegeben, orientirt sind (Taf. X Fig. 2), sieht man, dass der Strang *an* zur Zeit auch noch im Anfange seiner Entwicklung steht. Es geht hier auch eine Vermehrung von Bindegewebe vor sich, wie die reichlich vorhandenen Mitosen anzeigen. Dieser Strang ist in seinen seitlichen Theilen nicht vom umgebenden Bindegewebe abzugrenzen. An den Stellen, wo dieser Vermehrungsprocess in der Nähe des Ektoderms stattfindet, beobachtet man die Bildung von Vorsprüngen seitens des Ektoderms *d*, von demselben Charakter, wie die anderen im ganzen Vorderkopfe sporadisch vertheilten Ektodermvorsprünge. Nur liegen die Vorsprünge hier enger an einander, als an anderen Stellen des Vorderkopfes. Ich beurtheile diese Vorsprünge *d*, welche in der Nähe des supraorbitalen Stranges sich entwickeln, ebenfalls in der Bedeutung von Zellvermehrungsherden, welche mesodermatisches Baumaterial für den hier sich bildenden Strang liefern.

Die nähere Bedeutung der beiden Stränge *bn* und *an* wird durch ihre weitere Entwicklung aufgeklärt. Dohrn (24, pag. 268 u. f.), welcher ähnliche Ektodermvorsprünge bei der Entwicklung der Selachier beobachtet hat, deutet dieselben als Anlagen der Schleimkanäle — als Anlagen von Sinnesorganen, sowie der Nerven dieser letzten. Es ist klar, dass meine Auffassung obiger Ektodermvorsprünge *d* bei den Vögeln nicht im Widerspruche mit der Auffassung von Dohrn steht. Es wäre aber nöthig den Angaben Dohrn's eine weitere Ausführung durch eingehendere Untersuchung der Einzelheiten der Vorgänge bei den Selachiern zu geben, um den Standpunkt, von welchem aus diese mesenchymbildende Thätigkeit des Ektoderms in späteren Entwicklungsstadien der höheren Wirbelthiere seine natürliche Erklärung findet, zu gewinnen. Aus den Untersuchungen von Dohrn erfahren wir nicht ob alle ähnlichen Ektodermvorsprünge, welche im Kopfe der Selachierembryonen erscheinen,

unbedingt mit einer Entwicklung von Sinnesorganen oder Nerven verbunden sind.

Dass solche Anlagen von Sinnesorganen und Nerven bei Selachiern eine Erklärung für die mesenchymbildende Thätigkeit des Ektoderms bei höheren Wirbelthieren geben kann, ist begreiflich, wenn man daran denkt, dass die Reduktion eines Sinnesorgans oder eines Nerven nicht nothwendig mit totalem Schwunde seines Stützapparates verbunden ist. Ferner kann ein bei ancestralen Formen oberflächlich gelagerter Hautnerv allmählich in die Tiefe rücken, wie z. B. der N. l. lateralis im Rumpfe. Durch diesen letzten Process wird aufgeklärt, wie Ektodermwucherungen bei höheren Wirbelthieren in die Tiefe gelangen können und dort in indifferente Mesenchymzellen (frühere Stützzellen resp. Scheiden eines Nervs) sich umwandeln.

Ich übergehe das Stadium 18, welches nur die weitere Ausbildung der beiden Stränge darstellt und komme zum Stadium 19. In diesem ist in den ventralen, sowie in den seitlichen Theilen der Oblongata der Randschleier erschienen. Die histogenetischen Processe bei der Entstehung des Randschleiers sind von His in einer Reihe von Arbeiten ausführlich behandelt. Ich habe nichts Neues seinen Angaben (z. B. 27, pag. 96) hinzuzufügen. Die beiden Stränge *an* und *bn* (Taf. X Fig. 9) des vorigen Stadiums haben sich von dem umgebenden Mesoderm mehr abgesondert. In Folge der deutlicheren Kontouren, welche sie in diesem Stadium zeigen, kann man sie als gesonderte Anlagen betrachten. In frühen Stadien besteht also beim Hühnchen die Anlage des Trigeminus nur aus zwei Stämmen: ophthalmicus und mandibularis, wie das Béraneck für das Hühnchen (10, pag. 336) und Lacertilien (9, pag. 559) nachgewiesen hat. Ich betrachte aber diese Stämme nicht als Nerven und bezeichne dieselben als mandibularen (*bn*) und supraorbitalen (*an*) Strang von nervenführendem Gewebe des Trigeminus. Zur Zeit haben wir nur lokale Differenzirungen des Mesoderms (embryonales Bindegewebe) aber keine Nerven vor uns, dadurch wird die Bezeichnung »nervenführendes Gewebe« gerechtfertigt. Die Achsencylinder, welche diese Stränge zu Nerven machen, erscheinen später. Der Zellenhaufen, von welchem beide Stränge divergiren, ist wie in frühen Stadien der Wand der Oblongata angeschlossen und von der letzten durch eine M. limitans abgegrenzt.

Der Randschleier erreicht noch nicht die Höhe der Anlagerungsstelle des Stranges an die Oblongata.

An der Peripherie beider nervenführenden Gewebsstränge findet man auch in diesem Stadium Stellen, an welchen das Gewebe der spindelförmigen Zellen vom umgebenden Bindegewebe nicht scharf abgegrenzt ist. Das Gewebe der centralen Theile der Stränge ist sehr kompakt und sogar auf dünnen Schnitten ist die Abgrenzung der Zellen von einander schwer zu sehen. Der supraorbitale Strang, welcher in diesem Stadium weiter nach vorn reicht, zeigt dasselbe Verhalten zum Ektoderm. Die Zahl der Vorsprünge *d* hat aber bedeutend zugenommen. Manche derselben sind größer geworden.

Bei der Untersuchung der beschriebenen Stadien widmete ich den basalen Abschnitten des Mittelhirns, dem Gebiete des N. oculomotorius, specielle Aufmerksamkeit. Während der ganzen beschriebenen Entwicklungsperiode, von den Stadien, in welchen die Auflösung der primären Leisten stattfand, bis zum Stadium 18, war hinter dem Lobus infundibuli, sowie ventral-medial von den Augenblasen kein Zellhaufen vorhanden, welchen man als Anlage eines Ganglion ciliare (oculomotorii) betrachten könnte. Daraus folgt also, dass ich alle Angaben, welche die Entwicklung dieses Ganglions in frühen Stadien statuiren, sowie auch die Meinung, dass dieses Ganglion ein Derivat des vorderen Theiles der Ganglienleisten sei, als unrichtig betrachten muss. Im Stadium 19 erscheinen die ersten Anfänge der Mesodermvermehrung hinter dem Lobus infundibuli, sowie eine Gruppirung von Spindelzellen in der Richtung des Verlaufes des künftigen N. oculomotorius. Im Stadium 19 sind diese Processe kaum angedeutet. Nur beim nächstfolgenden Stadium tritt ein nicht scharf vom umgebenden Bindegewebe abgesonderter Zellenstrang auf — die Anlage des nervenführenden Gewebes des Nerven. Bei Knochenfischen (Forellen) geht die Entwicklung des Nerven ebenfalls sehr spät vor sich, und die Bildung seines Ganglions hat keine Beziehung zu den Ganglienleisten, welche zur Zeit seiner Entstehung schon längst in Mesenchymelemente aufgelöst sind. Bei Knochenfischen sind ferner die von Dohrn (23) beschriebenen Erscheinungen der Migration von Zellen aus dem Medullarrohr in den Nervenstrang besonders leicht zu beobachten. Es sind das höchst wahrscheinlich die Vorgänge der wirklichen Entwicklung des Ganglion oculomotorii. Diese Migration findet nach dem Erscheinen der Neuroblasten statt.

Eine spätere Entwicklung des Oculomotorius und seines Ganglions im Vergleiche mit anderen Nerven ist auch von Béraneck bei Reptilien konstatirt worden. Dieser Forscher sagt (9, pag. 548):

»D'après ce fait que le trijumeau, le facial, l'auditif etaient parfaitement visibles, alors que je n'ai pu trouver, du moins d'une maniere certaine, le nerf de la troisième paire je serais porté a croire que ce dernier se developpe plus tard que les autres nerfs a ganglion.« Hier sei noch bemerkt, dass die Beobachtung der Entwicklung des Oculomotorius bei Knochenfischen und Vögeln eine sehr leichte Aufgabe ist, und dass diese letzteren in dieser Beziehung wahrscheinlich viel günstigeres Material sind als Selachier, bei welchen diese Untersuchung mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft sein muss (23, pag. 2 und 3).

Ich schließe die Beschreibung eines nächstliegenden Embryo aus, bei welchem nur die Verbreitung des Randschleiers bis zur Höhe der Appositionsstelle des Trigeminusstranges und die weitere Entwicklung des Oculomotorius zu notiren sind, und gehe über zum Stadium 20. Es ist das das Anfangsstadium der Körperkrümmung. Auf der Höhe der Appositionsstelle des Trigeminusstranges ist der Randschleier vollkommen ausgebildet. Es erscheinen die ersten Neuroblasten der Bogenfasern, birnförmige Zellen (Taf. XI Fig. 2 *bf*), welche in den oberflächlichen Schichten an der Grenze zwischen Randschleier und kernhaltigem Gewebe der Oblongata liegen. Die Fortsätze dieser Neuroblasten umkreisen in ventraler Richtung die mediale Randschleiergrenze, wo sie eine Strecke weit zu verfolgen sind. Eine aufmerksame Untersuchung der Anlagerungsstelle des Trigeminusstranges auf sehr dünnen, durch Hämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten erwies, dass motorische Neuroblasten, d. h. Neuroblasten, deren Fortsätze gegen den Stamm des nervenführenden Gewebes gerichtet sind, zur Zeit vollständig fehlen. An dickeren durch Boraxkarmin überfärbten Schnitten kann man Gebilde antreffen, welche auf den ersten Blick mit Neuroblasten zu verwechseln sind. Einige Zellen des Gewebes der Oblongata, sowie des Mittelhirns haben die Form von langen cylindrischen Körpern, welche bis zur M. limitans reichen. Diese Gebilde gehören offenbar zu den Spongioblasten. Sie sind nicht an den Austrittsstellen der Nerven lokalisirt. Der Körper solcher Zellen ist bedeutend dicker, als die Fortsätze von echten Neuroblasten, und endet scharf definirt an der Grenze der M. limitans. Meistens erscheint dieses Endstück in der Nähe der Membran etwas breiter.

Im betreffenden Stadium beginnt die M. limitans an der Berührungsfläche des Trigeminusstammes sich stellenweise aufzulösen (Taf. XI Fig. 2). An diesem Schnitte sieht man die Wand des Me-

dullarrohres gegen den Stamm *ara* einen Vorsprung bilden, welchen die Membrana limitans (*lm*) bedeckt. Diese geht dorsal sowie ventral kontinuirlich auf die Wand der Oblongata über. Der Vorsprung besteht ausschließlich aus Spongiosagewebe, in welchem nur stellenweise lose liegende Zellen, welche offenbar an der Bildung dieser Spongiosa betheiligt waren, vorhanden sind. Wie aus der Figur ersichtlich, ist die Membrana limitans an zwei Stellen durchbrochen. Das Gewebe der Spongiosa medullaris geht durch diese Lücken direkt in das Gewebe *r* über, welches zum Stamme des nervenführenden Gewebes gehört. Der proximale Abschnitt des Trigeminusstammes erhält in diesem Stadium eine sehr charakteristische Struktur. In den centralen Theilen *r*, welche in frühen Stadien aus einer kompakten Zellenmasse bestanden, erscheint eine schwammige Struktur auf Durchschnitten in netzförmigem Gefüge, welches dem Neurospongium des Medullarrohres sehr ähnlich ist. Diese Spongiosa *r* ist nur auf eine kurze Strecke des proximalsten Abschnittes des Trigeminusstammes beschränkt, weiter distal besteht der Stamm wie früher aus kompakter Zellenmasse.

Das beschriebene histologische Verhalten ist ein Beispiel dafür, wie genetisch verschiedene Gebilde, nämlich Derivate des embryonalen Bindegewebes (nervenführendes Gewebe) und Spongioblasten des Medullarrohres in Folge der Identität ihrer physiologischen Aufgabe in morphologisch identische Gebilde sich umwandeln. Das Neurospongium des Medullarrohres, sowie die Spongiosa des nervenführenden Gewebes dienen beide als Stützgerüste für künftige Nervenbahnen und Nervencentren (vgl. 41, pag. 6 und f.). Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass das Gewebe *r* durch Umwandlung der Zellen des Stammes von nervenführendem Gewebe entstanden ist. Es wird dieses dadurch erwiesen, dass die Membrana limitans die beiden Gebilde zur Zeit noch abgrenzt. Ferner beweisen die weiter beschriebenen Isolationspräparate, dass in späteren Stadien das nervenführende Gewebe sich in ein der Spongiosa *r* im Wesentlichen ähnliches Reticulum umwandelt.

Stadium 21. Bei Embryonen dieses Stadiums ist die Membrana limitans im Gebiete des Trigeminusstammes vollkommen aufgelöst. Das Neurospongium des Medullarrohres geht direkt in die Spongiosa des nervenführenden Gewebes über. Die letztere hat nicht an Mächtigkeit zugenommen. In diesem Stadium erscheinen die ersten motorischen Neuroblasten. Sie bilden nicht wie in späteren Stadien lokalisirte Gruppen, sondern liegen zerstreut im Gewebe der Oblon-

gata in der Nähe des Trigeminusstammes. Dieses ist auch der Grund, weshalb ich das Erscheinen der Neuroblasten in meinem früheren Aufsatze zu spät angegeben hatte (34).

Ob die Neuroblasten exklusive aus Keimzellen entstehen, wie His meint (27, pag. 99), vermag ich nicht zu entscheiden. Ich glaube, dass diese Frage mit unserer modernen Technik schwerlich gelöst werden kann.

Zur Aufklärung der Struktur der Stämme des nervenführenden Gewebes des Trigeminus nahm ich eine Reihe von Isolirversuchen vor. Denn in diesem Stadium ist es möglich, die Stämme des nervenführenden Gewebes aus dem Embryo auszulösen.

Bei diesen Versuchen versuchte ich verschiedene Macerationsflüssigkeiten. In frühen Stadien ist die Fixirung der Embryonen mit Osmiumsäure-Lösung und nachträgliche Macerirung der isolirten Stränge nicht anwendbar. Beim Zerzupfen der Stränge bekommt man Zellentrümmer, aus welchen über den natürlichen Zusammenhang der Elemente keine Aufschlüsse zu erhalten sind. Für spätere Stadien dagegen, sobald die Nervenfasern erscheinen, ist die Anwendung von Osmiumsäure und nachträgliche Macerirung in Alkohol 35° (Ranvier), die beste Technik.

Für frühe Stadien erwies sich folgendes Verfahren am meisten geeignet. Ich legte den ganzen Embryo für ½—1 Stunde in die Flüssigkeit von Landois, welche von Gierke (42, pag. 445) empfohlen ist, sobald das Protoplasma geronnen ist und die Gewebe des Embryo genügend trüb erscheinen, kann man die Isolirung der Stämme unter dem Präparirmikroskop vornehmen. Diese Operation gelingt nach einigen Versuchen, wenn man sich über die Lage der Stämme gehörig orientirt hat. Die Gerinnung der Gewebe kann man auch ohne Nachtheil für spätere Manipulationen mit der Altmann'schen 3%igen Salpetersäure oder mit Alkohol von Ranvier zu Stande bringen. Es genügt dazu, den Embryo für 10 Minuten in eine dieser Flüssigkeiten zu legen. Die auspräparirten Stämme des nervenführenden Gewebes lege ich für ein oder zwei Tage in eine Mischung der Flüssigkeit von Landois mit neutralem Ammoniakkarmin zu gleichen Theilen, in welcher die Maceration und die Färbung der Gewebe zugleich stattfindet. Die trübe Flüssigkeit muss vorher filtrirt werden. Die Untersuchung geschah in 20%igem Glycerin mit einer Spur Essigsäure. Wenn man die macerirten Stämme in sehr wenig Flüssigkeit mit scharfen Nadeln vorsichtig der Breite nach aus einander zerrt, so bekommt man überzeugende Präparate, in welchen die nähere Struktur des nervenführenden Gewebes klar hervortritt.

Eine besondere Aufmerksamkeit habe ich bei diesen Untersuchungen dem proximalsten Abschnitte der beiden Stränge, der Gegend, wo dieselben in einen einheitlichen Stamm sich verbinden, gewidmet. Es ist nämlich diejenige Anlage, welche von diesen frühen Stadien an als Ganglion Gasserii gedeutet wurde. An gelungenen Isolationspräparaten des nervenführenden Gewebes vom

Stadium 21, an Stellen, wo das Gewebe gut ausgebreitet liegt, findet man, dass dasselbe aus Zellen, deren Plasmakörper ein System von Fortsätzen bildet, besteht. Diese Fortsätze stehen offenbar in anastomotischer Verbindung mit den Fortsätzen der nächstliegenden Zellen (Taf. XI Fig. 8). Das Gewebe zeigt also eine schwammige Struktur, auf Isolationspräparaten eine Art Reticulum. Obgleich an Schnitten von diesem Stadium spärliche Neuroblasten zu treffen sind, habe ich trotz vieler Versuche niemals einen Neuroblastenfortsatz an Zupfpräparaten nachweisen können. Auch fand ich zur Zeit weder auf sehr dünnen Schnitten noch auf Isolationspräparaten eine bipolare Zelle, welche als Ganglionzelle gedeutet werden könnte. Diese Gebilde erscheinen in Zupfpräparaten viel späterer Stadien. Trotzdem sind diese Präparate von Bedeutung, indem sie die Natur des Gewebes zeigen, welches, wie aus Vorhergehendem ersichtlich, für den Trigeminus durch eine Differenzirung von Mesodermzellen entsteht. Die Vorgänge dieser Differenzirung verlaufen, bevor die ersten Neuroblasten auf Schnitten zu konstatiren sind. Durch diese Differenzirung entsteht eine Art Stützgewebe, in welches nachträglich die Neuroblastenfortsätze einwachsen. Dieses Stützgewebe ist für den Truncus mandibularis rein mesodermaler Herkunft, für den Truncus ophthalmicus aber, wie aus obiger Beschreibung folgt, gemischter Natur. Die beiden Stämme zeigen auf Isolationspräparaten eine absolut identische Struktur.

Die Beschaffenheit des nervenführenden Gewebes erklärt uns die eigenthümlichen Strukturverhältnisse, welche Dohrn (24, pag. 280) auf Schnitten von frühen Stadien der Nervenanlagen bei Selachiern beobachtete. Dieser Forscher fand, dass der Achsencylinder wie im Plasmakörper der Zelle eingeschlossen erscheine. In Wirklichkeit aber wächst der Achsencylinder (Neuroblastenfortsatz) in das schwammige Gerüst des nervenführenden Gewebes nachträglich ein und erscheint folglich auf Schnitten von allen Seiten umgeben von den Maschen der Fortsätze der Zellen, welche dieses Gerüst bilden.

Im peripherischen Theile des Truncus ophthalmicus dieses Stadiums findet man selten Verbindungen des Stammes mit dem Ektoderm. Fast alle hier in frühen Stadien vorhandenen Vorsprünge *d.* Taf. X Fig. 2 sind im Laufe der Entwicklung allmählich verschwunden. Bei Stadium 21 finde ich, dass die Ektodermstrecke in der Nähe des Abganges des Truncus ophthalmicus von dem gemeinsamen Trigeminusstamme eine verdickte Stelle aufweist, von welcher aus drei bis vier zipfelartige Vorsprünge gegen den Stamm des nerven-

führenden Gewebes gerichtet sind. Im betreffenden Stadium erreichen jedoch diese Vorsprünge den Trigeminusstamm nicht. Die Beschaffenheit dieser Vorsprünge ist genau dieselbe, wie diejenige der Vorsprünge auf Taf. X Fig. 2, nur waren dieselben in früheren Stadien an dieser Stelle nicht vorhanden.

Im Stadium 22 vermehrt sich die Zahl der Neuroblasten. Man kann deren zwei Gruppen unterscheiden, welche ohne scharfe Grenze in einander übergehen. Eine Gruppe liegt zerstreut zwischen den Kernen der Spongioblasten auf der Höhe der Austrittsstelle des Trigeminus. Die andere Gruppe sondert sich allmählich in der Nähe der ventralen Abschnitte des Nervenstammes ab und bildet einen zelligen Vorsprung in das Gebiet des Randschleiers. Der Charakter der Neuroblasten und ihr Aussehen ist von His in einer Reihe von Arbeiten beschrieben (Spec. Vögel, 28, pag. 269). Ich bemerke nur, dass die Neuroblasten der Vögel viel kleiner sind, als die Neuroblasten der Knochenfische und der Amphibien (Triton), auch die Fortsätze sind bedeutend dünner[1].

Die Membrana limitans dieses Stadiums ist vollständig aufgelöst. Das Neurospongium des Medullarrohres geht direkt in das Reticulum des proximalen Abschnittes des Nervenstammes über. Die Neuroblastenfortsätze richten sich hauptsächlich in die ventralen Theile dieses Stammes, wo sie an sehr dünnen Schnitten auf kurzer Strecke zu verfolgen sind.

Die Ektodermvorsprünge, welche im vorigen Stadium in der Nähe des proximalen Abschnittes des Trigeminusstammes erschienen

---

[1] Die Neuroblasten sind zuerst von A. Babuchin im Jahre 1876 bei Torpedo entdeckt und beschrieben worden. Bei der Darstellung der Entwicklung der elektrischen Nerven, welche doch ohne jeden Zweifel als motorische aufzufassen sind, sagt dieser Forscher Folgendes (35, pag. 513): »Die Zellen der ‚elektrischen Lappen' theilen sich in mehr oder weniger runde Zellen, ihr Protoplasma schickt nach außen Fortsätze, welche am Entstehungspunkte konisch sind, bald aber in ungemein dünne Fibrillen übergehen (künftige Achsencylinder). Diese Fibrillen gehen durch die Seitenwände des Medullarrohres und vereinigen sich bei ihrem Ausgange aus der Centralnervenmasse zu fünf primären elektrischen, je nach der Entwicklungsstufe und Behandlung mehr oder weniger fein ‚granulirten Nervenstämmchen« etc. Wenn man bedenkt, dass dieses Resultat im Jahre 1876 mit der damaligen Technik gewonnen wurde, so sieht man, dass ein wirkliches Beobachtungstalent manche moderne »Methoden« ersetzen kann. Vgl. auch pag. 513, wo Babuchin über die Möglichkeit, dass die centripetalen Nervenfasern sich anders als die motorischen entwickeln können, spricht.

sind, zeigen eine weitere Entwicklung. Die Ektodermverdickung und der proximale Abschnitt des Stammes stehen im Kontakte und stellenweise in Verlöthung mit einander. An der Kontaktstelle kann man noch einige Vorsprünge der betreffenden Ektodermverdickung, in das Gewebe des Stranges eingreifend, erkennen, ohne dass sie ihre Abgrenzungen verlieren. Die anderen dagegen gehen ohne Abgrenzung direkt in das Gewebe des Stammes über. Die Zellen des Ektoderms sind auf meinen Präparaten von den Zellen des Stranges nicht zu unterscheiden. Das Färbungsvermögen, sowie die Größe aller Zellen dieser Gegend sind ungefähr dieselben. Die zahlreichen Mitosen an solchen Fusionsstellen sind schon öfters beschrieben worden.

Stadium 23. Schon im vorigen Stadium konnte ich eine Vermehrung von Zellen im proximalsten Abschnitte des Nervenstammes konstatiren. Der Stamm wird allmählich dicker. Diese Verdickung ist nicht bloß durch die Vermehrung der Zellen des Stammes zu erklären, sondern auch durch die Opposition der nächstliegenden Mesodermzellen. Auf Taf. X Fig. 3 sieht man nämlich zwischen der Gruppe unzweifelhafter Bindegewebszellen *b* und zwischen der Zellengruppe *a*, welche zum Trigeminusstamme gehört, allmähliche Übergänge. In den dorsalen Gebieten des Stammes sind keine motorischen Neuroblasten vorhanden. Die Zellen *bf* sind die oben beschriebenen Neuroblasten der Bogenfasern. Die motorischen Neuroblasten *nb* lokalisiren sich in der Nähe der ventralen Abschnitte des Stammes.

An verschiedenen Stellen der Spongiosa *sp* kann man im betreffenden Stadium eigenthümliche Zellengebilde *g* treffen. Die Kerne dieser Zellen sind etwas größer, als bei anderen Zellen dieser Gegend. Ihr Körper ist spindelförmig und bipolar. Ein Fortsatz ist in der Richtung der Oblongata, der andere gegen den Stamm des Nerven gerichtet. Solche Zellen sind nicht bloß in der Spongiosa *sp*, sondern auch im Zellengewebe der Oblongata zu treffen. Auf verschiedenen Schnitten trifft man solche Zellen bald näher am Oblongatagewebe, bald näher am Nervenstamme liegend. Ich glaube diese Zellen mit Sicherheit zu den echten Ganglienzellen rechnen zu dürfen und nehme an, dass sie durch Migration aus der Oblongata in den Nervenstamm gelangen. Dadurch bestätige ich den für Selachier von Dohrn (23, 24) nachgewiesenen Austritt der Ganglienzellen aus dem Medullarrohre in den Nervenstamm. Außer diesen Zellen mit großen Kernen habe ich auf denselben Schnitten

ähnliche Gebilde mit kleineren Kernen getroffen. Man findet die letzten öfters auch im Gewebe der Oblongata. Es mag sein, dass sie Entwicklungsstufen der ersteren Zellen sind.

So sicher auch diese Erscheinung als eine Migration bipolarer ganglienartiger Zellen aus der Oblongatawand aufgefasst werden kann (und diese Migrationserscheinung ist bei der Entwicklung des Oculomotorius von Knochenfischen mit großer Klarheit zu erkennen) — so kann man sich doch durch diesen Process allein die Entstehung des ganzen Ganglions eines Cranialnervs nicht erklären. Der Vorgang dauert, wie aus folgender Darstellung ersichtlich, kurze Zeit und ist nicht für alle Nerven nachzuweisen. Bei der Entwicklung des Glossopharyngeus und Vagus bei Vögeln habe ich niemals einen Austritt von Zellen aus dem Medullarrohre beobachten können, trotzdem ich diesem Processe specielle Aufmerksamkeit widmete. Ich schließe mich der Ansicht von Dohrn an, dass diese in relativ späten Stadien der Entwicklung aus dem Medullarrohre austretenden Zellen Ganglien für die motorischen Wurzeln (resp. Nerven) liefern. Unbedingt aber muss ein anderer Entwicklungsmodus für die massiven Ganglien der sensorischen Wurzeln bestehen.

Die Migration der Zellen in die motorischen Stämme geht, wie ausdrücklich betont, in späteren Stadien vor sich, bei welchen der Randschleier schon in vollkommener Ausbildung besteht. His (27, pag. 100 u. f.), welcher auch die Möglichkeit einer Migration von Zellelementen im Gewebe des Medullarrohres annimmt, glaubt dennoch, dass der Randschleier dem Weiterdringen der Zellen in die Nervenstämme ein Hindernis setzt (vgl. auch 28, pag. 268). Ich finde keine Veranlassung zu einer solchen »mechanischen« Auffassung der Beschaffenheit des Randschleiers. Dieses Gewebe wird aus netzartig angeordneten Fortsätzen der Spongioblasten gebildet. Bei Embryonen können oder vielmehr müssen die Maschen dieses Netzes im höchsten Grade elastisch und nachgiebig sein, und können in Folge dessen dem Eindringen von Zellen keinen unüberwindlichen Widerstand darbieten. Übrigens zeigt das Präparat (Taf. X Fig. 3), dass die Zelle *g* im Gebiete des Randschleiers liegt. Sie hat also keinen unüberwindlichen Widerstand erfahren, um in dieses Gebiet zu gelangen. In früheren Stadien waren solche Zellen hier nicht vorhanden.

Im besprochenen Stadium bildet sich eine kompakte Verschmelzung zwischen dem proximalen Abschnitte des Trigeminusstammes

und dem Ektoderm, beide Gebilde gehen ohne irgend welche Abgrenzung in einander über. Der Durchmesser des Trigeminusstammes in der Nähe der Verschmelzungsstelle dieses Stadiums beträgt 0,2 mm. Der größte Durchmesser der Fusionsstelle beträgt die Hälfte. Diese in späten Stadien entstehende Verschmelzung des Trigeminusstammes mit dem Ektoderm beobachtete bei Vögeln schon Béraneck (10, pag. 336). Sie entspricht wahrscheinlich einer ähnlichen Bildung, welche Beard bei Selachiern auch in späteren Stadien wahrgenommen hat (pag. 118 Pl. XXVI Fig. 17). Die Lage beider Gebilde bei Vögeln und Selachiern ist identisch. Aus der schematischen Zeichnung Beard's schließe ich ferner, dass sein Torpedoembryo, an welchem er das betreffende Gebilde beobachtete, bezüglich des Entwicklungszustandes der Linse und des Geruchsorgans meinem Vogelstadium 22 ungefähr entspricht. Nun glaubt aber Beard, dass die von ihm auf Fig. 17 dargestellte Verschmelzung von den frühesten Stadien der Entwicklung an an derselben Stelle vorhanden sei (l. c. pag. 118). In wie fern diese Angabe eine zuverlässige ist, lasse ich dahingestellt und bemerke nur ausdrücklich, dass die hier in Betracht kommende Verschmelzung des Trigeminusstammes bei Vögeln erst in späten Stadien erscheint und als homodynam den Froriep'schen Anlagen im Bereich der übrigen Cranialnerven, welche ebenfalls in späteren Stadien zur Ausbildung kommen, zu betrachten ist.

Ich gehe nun zu den Embryonalformen Stadium 24 und 25 über, bei welchen die Vermehrung der motorischen Neuroblasten, ihre Lokalisirung auf der Höhe des ventralen Abschnittes des Nervenstammes, sowie der oben beschriebene Austritt von bipolaren Zellen aus der Wand der Oblongata zu beobachten waren. Bei den vorigen Stadien war die Spongiosa des proximalen Abschnittes des Nervenstammes (*Sp* Taf. X Fig. 3, Taf. XI Fig. 2) nicht scharf von dem zelligen Abschnitte des Stammes abgegrenzt. Dieses durch den Modus der Entstehung der Spongiosa zu erklärende Verhalten ändert sich allmählich. Es entsteht das für spätere Stadien charakteristische Verhalten. Die Kerne des Nervenstammes ordnen sich allmählich in einer definirten Querschnittsebene desselben, wodurch der proximalste kernlose Theil des Stammes, welcher aus Spongiosa besteht, scharf vom distalen zelligen Abschnitte sich abgliedert. Wenn man solch' spätere Zustände beobachtet, kann man leicht zu dem irrigen Schlusse kommen, dass die ganze Spongiosa in der Nähe des Stammes ein Erzeugnis der Oblongata sei. Das Spongiosagewebe (Taf. X Fig. 3 *sp*) zeigt auf Querschnitten nicht mehr die deutliche reticuläre

Struktur der frühen Stadien, weil die Maschen des Netzes durch die Nervenfasern erfüllt sind.

Während dieses Stadiums geht allmählich eine Abtrennung des Trigeminusstammes vom Ektoderm vor sich. Der Stamm entfernt sich medialwärts und steht auf Schnitten des Stadiums 25 als nur durch zwei Zellenbrücken mit dem Ektoderm in Verbindung. Diese Brücken schwinden im nächsten Stadium vollständig. Die aufmerksame Untersuchung der Fusionsstelle, sowie des mit dem Ektoderm verbundenen Stammes ergab in Bezug auf das Vorhandensein von Ganglienzellen negative Resultate. Meine Versuche mit der Golgischen Technik scheiterten bei diesen frühen Stadien vollständig. Die als wahre Ganglienzellen zu betrachtenden Zellgebilde liegen im proximalsten Theile des Stammes und sind, wie gesagt, durch Migration aus dem Medullarrohre in den Nerv gelangt. Sie sind sehr spärlich. Ich zähle im Maximum fünf auf jedem Schnitte — meistens weniger. Später als im Stadium 25 habe ich den Austritt von Zellen aus dem Medullarrohre nicht beobachten können.

In den Stadien 24 und 25 habe ich auf Isolationspräparaten die Achsencylinder in Form von unmessbar feinen Fibrillen darstellen können. Ich gebe die Beschreibung eines solchen Präparates von einem späteren Stadium (frontoparietaler Durchmesser = 4,5). Bei diesen Isolationen versuchte ich die oben erwähnte Flüssigkeit. Bessere Resultate erhielt ich durch folgendes Verfahren. Die Embryonen kamen für 20 Minuten in 1%ige Osmiumsäure und wurden alsdann sagittal halbirt. Beide Hälften legte ich wieder eben so lange in Osmiumsäure. Nach geschehenem Abwaschen isolirte ich die beiden Stämme und macerirte sie 24 Stunden in 35%igem Alkohol (Ranvier). Nach Pikrokarminfärbung kann man die Stämme leicht zerzupfen. Solche Präparate bestätigen im Ganzen die Befunde von Vignal (43, pag. 8). Die Theile des Nerven haben das Aussehen dicht mit Zellenkernen besetzter Bänder (Taf. XI Fig. 4). Starke Vergrößerungen zeigen an diesen Bändern eine longitudinale Streifung, welche stellenweise durch feinkörnige Züge durchschichtet ist. Wenn man solche Züge in der Nähe der Kerne beobachtet, so findet man sie stellenweise in den Körper der Zellen übergehend. Das wird besonders deutlich an den Stellen des Präparates, wo, wie z. B. in *b*, die Zelle im Profil liegt, oder wie in *p*, der Körper der Zellen auf der Oberfläche des Stranges sich befindet. Die feinkörnige Durchschichtung wird also durch Fortsätze des Zellenkörpers gebildet und stellt ein Gerüst vor, welches offenbar die weitere Ent-

wicklungsstufe des von mir oben beschriebenen Reticulums (Taf. XI Fig. 8) ist. Ich fasse demnach die feinkörnige Längsschichtung der Nervenstämme anders als VIGNAL auf (43, pag. 9).

An den Stellen des Präparates, wo die Theile des Stammes aus einander gezerrt sind, findet man öfters, dass von einer Hälfte des Stammes zu der anderen kernlose, sehr feine Fibrillen (*n*) sich ziehen, welche offenbar die Achsencylinder des Embryonalnerven darstellen.

N. facialis. Wie im Kapitel II erwähnt, ist der erste periaxiale Strang in den Anfangsstadien der Kopfkrümmung der Wand des Medullarrohres angelagert und von demselben durch eine Membrana limitans abgegrenzt. Der proximale Abschnitt des Stranges ist ein Derivat der sekundären Leiste. Der distale Abschnitt setzt sich kontinuirlich in die Mittelplatte fort. Dieser letzte Abschnitt ist, wie gesagt, durch Differenzirung des axialen Mesoderms entstanden. In späteren Stadien bleibt der periaxiale Strang mit dem Medullarrohre noch lange in bloßer Anlagerung. Der proximale Abschnitt des Stranges bildet später das nervenführende Gewebe, den Nervus facialis.

Darin besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen den Entwicklungsvorgängen des Facialis und des Trigeminus. Bei letzterem entstand das nervenführende Gewebe ausschließlich durch Differenzirung von Mesodermzellen ohne irgend welche Betheiligung von Derivaten der sog. »Ganglienleisten«. Die Entwicklung des Facialis stimmt dagegen in dieser Beziehung am meisten mit dem bekannten Schema, nach welchem der proximale Abschnitt des Nerven (»Ganglion«) durch einen Auswuchs des dorsalen Gewölbes des Medullarrohres gebildet wird.

Die Anlage des Facialis der Vögel ist, wie BEARD für die Selachier angegeben hat, eine von der Anlage des Acusticus getrennte. Ich widerspreche also hier der Ansicht von BÉRANECK, welcher bei Vögeln (10, pag. 338) eine gemeinsame Anlage für beide Nerven gefunden hat, und bemerke dabei, dass beide Anlagen nicht bloß räumlich, sondern auch zeitlich getrennt sind, indem die Entwicklung des Acusticus in relativ späten Stadien beginnt.

In frühen Stadien der Kopfkrümmung ist der mittlere Abschnitt des Facialisstranges nicht von dem umgebenden Mesoderm scharf abgegrenzt. Man kann stellenweise einen allmählichen Übergang von Mesodermzellen zu den spindelförmigen Elementen des Stranges konstatiren. Daraus wird ersichtlich, dass der Strang nicht bloß

durch Vermehrung seiner Zellen, sondern auch durch direkte Anlagerung von Mesodermzellen wächst.

In frühen Stadien der Kopfkrümmung verbreitert sich das Medullarrohr bedeutend. Sein Gewölbe entfernt sich von der Appositionsstelle des Facialisstranges. In Folge dessen ändert der proximale Abschnitt des letzten allmählich seine Lage am Gehirnrohre und wird in späteren Stadien mehr ventralwärts angelagert. Den Durchbruch der Membrana limitans fand ich erst beim Stadium 19. Die histologische Beschaffenheit des Facialisstranges ist dieselbe wie beim mandibularen Strange des Trigeminus. Auch findet man beim Stadium 19 die Bildung eines Spongiosagewebes im proximalen Abschnitte des Stranges.

Das Erscheinen der Neuroblasten, welches den wirklichen Anfang der Entwicklung des Nerven ankündigt, fand ich im Stadium 21. Die Isolirung des Facialisstammes ist bedeutend schwieriger als die des Trigeminus. Solche Isolirungen sind mir jedoch bei Stadium 24 gelungen. Macerationspräparate des Facialisstammes bestätigen im Ganzen die Befunde, welche ich für den Trigeminus auf Taf. XI Fig. 8 dargestellt habe. In diesen Präparaten fand ich aber außer den zelligen Elementen stellenweise abgerissene sehr feine Fibrillen, welche offenbar die Achsencylinder des embryonalen Nerven waren.

Im Stadium 24 und 25 beobachtete ich die oben für den Trigeminus beschriebene Migration von Zellelementen aus der Oblongatawand. Schon vom nächsten Stadium an hört dieser Vorgang auf.

Im Stadium 22 bildet der distale Abschnitt des Nervenstammes in der Nähe des dorsalen Stückes der Hyoidbogenanlage eine vom umgebenden Bindegewebe nicht scharf abgegrenzte zellige Anschwellung. Sie liegt sehr nahe an einer verdickten Stelle des Ektoderms, welche in früheren Stadien dorsal vom ersten Schlundsacke allmählich entstanden ist. Im Stadium 23 ist ein Übergang der distalen Anschwellung des Facialis in die betreffende Ektodermverdickung zu konstatiren. Beide Gebilde sind nicht von einander abzugrenzen. Es entsteht dadurch erst in diesem späten Stadium die Froriep'sche Anlage im Gebiete des Facialis.

Im Stadium 25 ist die mit dem Ektoderm verschmolzene Nervenanschwellung scharf vom umgebenden Mesodermgewebe abgegrenzt. Der proximale Abschnitt des Nerven ist schon deutlich faserig, der distale dagegen zeigt dieselbe zellige Struktur wie früher. In den centralen Theilen der Anschwellung und in der Gegend, wo dieselbe

mit dem Ektoderm verschmolzen ist, erscheinen Zellen von anderem Habitus als die umgebenden Zellen. Sie sind etwas größer, hauptsächlich ihre Kerne. Die Größendifferenz ist aber nicht so wesentlich als ihr vermindertes Färbungsvermögen. Sie erscheinen blasser, gleichviel ob Boraxkarmin- oder Hämatoxylin-Eosin-Tinktionen in Anwendung kamen. Im Stadium 26 wächst die Zahl dieser Zellen. Auf sehr dünnen Schnitten konnte ich einige dieser Zellen als bipolar konstatiren. Isolationsversuche sind mir bei diesen frühen Stadien nicht gelungen. Ich betrachte diese in den distalen Abschnitten des Nerven erst spät erscheinenden Elemente als echte Ganglienzellen. Aus den Beobachtungen folgt also, dass das Erscheinen von Gebilden, welche nach ihrem histologischen Charakter mit Wahrscheinlichkeit als wahre Ganglienzellen aufzufassen sind, an zwei Stellen des Nerven erscheinen. Im proximalen Abschnitte des Nerven geht eine Migration von Zellen aus dem Medullarrohr vor sich. Dieser Vorgang dauert kurze Zeit und liefert keine beträchtliche Zahl von gangliösen Elementen. Eine große Zahl von solchen erscheint im distalen Abschnitte des Nerven in unmittelbarer Nähe von der FRORIEP'schen Anlage. Beides geschieht in sehr späten Stadien.

Im Stadium 26 bewahrt sich noch die Verbindung des Nerven mit dem Ektoderm. Die Fusionsstrecke liegt schon im Inneren der Kiemenspalten. Die weiteren Umwandlungen der FRORIEP'schen Anlagen sind von KASTSCHENKO beschrieben worden.

N. glossopharyngeus und Vagus. In frühen Stadien der Kopfkrümmung (Stadium 15—16) liegt der proximale Abschnitt des zweiten periaxialen Stranges (Derivat der tertiären Leisten) in einiger Entfernung von der Wand des Medullarrohres. Diese Lage des Stranges bewahrt sich auch in späteren Stadien, wie aus Taf. XI Fig. 1 px_2 ersichtlich ist. Auf diesem Schnitte sieht man den proximalen Abschnitt des Stranges px_2 durch das kompakte Gefüge seines Gewebes leicht von dem umgebenden Mesoderm unterscheidbar. Manche Zellen des Stranges sind in mitotischer Theilung begriffen. Im Raume zwischen dem Strange px_2 und der Oblongatawand sind sternförmige Zellen des embryonalen Bindegewebes locker zerstreut. In frühen Stadien (Stadium 15—16) sind keine spindelförmigen Zellen (*nf*) medialwärts vom Strange *px* vorhanden. In dieser Gegend liegen zur Zeit indifferente Bindegewebszellen. Im Kapitel II wurde erwähnt, dass der zweite periaxiale Strang distalwärts von den Querschnittsebenen des Gehörorgans und in den Ebenen der Anlage des ersten

Kiemenbogens liegt. Sein distaler Abschnitt geht kontinuirlich in die Anlage dieses Kiemenbogens über. Der verdickte Abschnitt der Mittelplatte, welchen diese letzte bildet, geht direkt und unter allmählicher Verschmälerung in die proximalen Abschnitte des Stranges über und setzt sich distal in das Gewebe der Anlage des zweiten Kiemenbogens fort. Diese letzte Verbindung wird durch eine Gewebsbrücke gebildet, welche dorsal vom dritten Schlundsacke zieht.

In den Querschnittsebenen des zweiten Kiemenbogens liegt das dritte Kopfsomit (Taf. XI Fig. 3 *mt3*). Lateral von diesem Somit sind keine Spuren von Derivaten der tertiären Leisten vorhanden. Die Zellen, welche hier in frühen Stadien waren (*glw'* Taf. X Fig. 1), haben sich alle in das Gebiet der Mittelplatte verschoben. Bei Stadium 15—18 sind keine Gewebswucherungen von Mesoderm medial vom dritten Kopfsomit zu beobachten. Das Somit selbst ist im Stadium 18 schon stark reducirt. Seine Zellen lösen sich aus ihrem Verbande und gehen wahrscheinlich in die umgebenden Mesodermzellen über.

Im Stadium 19, welchem der Schnitt Taf. XI Fig. 1 angehört, ist medial vom Strange px_2 eine Vermehrung von Bindegewebszellen sowie eine Umwandlung dieser Zellen in spindelförmige Gebilde *nf* zu konstatiren. Diese Vorgänge erinnern vollkommen an ähnliche Proliferations- und Umwandlungsprocesse von Mesodermzellen, wie sie für das Gebiet des Trigeminus beschrieben wurden (Taf. XI Fig. 7). Dieses in Entstehung begriffene Gewebe ist die Anlage des nervenführenden Gewebes des Glossopharyngeus. Zur Zeit hat sie ein sehr lockeres Gefüge.

Im Stadium 20 gehen diese Processe weiter und erstrecken sich allmählich in distale Querschnittsebenen, in welchen der zweite Kiemenbogen gebildet wird. Das Verhalten dieser Gewebswucherung zum dritten Kopfsomit ist auf Taf. XI Fig. 3 *nf'* dargestellt. Das Somit hat schon in diesem Stadium ein sehr rudimentäres Aussehen. Es besteht bloß aus einem Haufen rundlicher Zellen (*mt3*). Medial vom Somit zieht der Strang neugebildeter spindelförmiger Zellen *nf'*, welcher im vorigen Stadium hier nicht vorhanden war. Unter stärkerer Vergrößerung kann man Übergänge erkennen, welche die spindelförmigen Zellen *nf'* mit den in Auflösung begriffenen Zellen des Somites verbinden. Daraus schließe ich, dass ein Theil des medialen Gewebes des Somites Zellenmaterial für den Strang *nf'* liefert. In späteren Stadien, wie wir gleich sehen werden, verwandelt sich der Strang spindelförmiger Zellen *nf'* in die Anlage

des Stammes des nervenführenden Gewebes des Vagus. Die früheste Anlage des Vagus liegt also bei Vögeln medial vom dritten Cranialsomit. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch nach Chiarugi (13, pag. 139) die erste Anlage des Vagus bei Lacerta muralis. Sie liegt medial von einem Somit, welches dieser Forscher als erstes Occipitalsomit deutet.

Das Gewebe *nf'* des Vagusgebietes geht also kontinuirlich in das Gewebe *nf* Taf. XI Fig. 1 des Gebietes des Glossopharyngeus über, welches medialwärts vom zweiten periaxialen Strange sich bildet. Die ganze Anlage des nervenführenden Gewebes beider Nerven hat also in diesem Stadium die Form eines breiten Bandes, welches seitlich vom Medullarrohre durch die Querschnittsebenen der Anlagen des ersten und zweiten Branchialbogens zieht und, wie öfters erwähnt, nicht vom umgebenden Bindegewebe scharf abgegrenzt ist.

Im Stadium 21 verschwindet das Somit 3 vollständig. Das nervenführende Gewebe *nf*, *nf'* ist bedeutend kompakter geworden. Auf Taf. XI Fig. 9 ist ein Querschnitt aus dem Gebiete des ersten Kiemenbogens dargestellt. In diesem Stadium erscheint im Medullarrohr dieser Gegend der Randschleier. Medialwärts vom periaxialen Strange px_2 liegt das Gewebe *nf*, welches jetzt schon eine kompakte Masse von spindelförmigen Zellen darstellt. Lateral sind diese Zellen durch alle möglichen Übergänge mit den Zellen des periaxialen Stranges verbunden. Das Wachsthum der Anlage *nf* geht also in späteren Stadien nicht bloß durch Umwandlung von Mesodermzellen, sondern auch durch eine Apposition von Zellen aus dem periaxialen Strange vor sich. Man sieht dabei, wie die runden Zellen des Stranges allmählich Spindelform annehmen. Solche Übergänge runder Zellen in spindelförmige sind auf der Stelle *b* des Präparates zu sehen. In der Nähe der Oblongatawand entsteht im Gewebe *nf* allmählich eine Ansammlung von rundlichen Zellen (*a*). Das Gewebe der Oblongata ist überall von der Anlage *nf* noch durch eine Membrana limitans scharf getrennt.

Bei Stadium 23 bildet das nervenführende Gewebe mit dem periaxialen Strange ein einheitliches Ganzes. Die Zellenansammlung *a* Taf. XI Fig. 9 hat bedeutend zugenommen. Es erscheinen die ersten Neuroblasten der Bogenfasern. Die Membrana limitans beginnt an der Grenze zwischen den Zellen *a* und der Oblongata sich aufzulösen. Das nervenführende Gewebe erstreckt sich wie in früheren

Stadien durch das ganze Gebiet der Querschnittsebenen des ersten und zweiten Kiemenbogens.

Unmittelbar dorsal vom zweiten Schlundsacke erscheint allmählich in früheren Stadien eine Verdickung und grubenartige Einbiegung des Ektoderms. Im Stadium 23 ist diese Ektodermstrecke noch scharf von den umgebenden Anlagen abgegrenzt.

Bei Stadium 24 trennt sich die gemeinsame Anlage des nervenführenden Gewebes *nf*, *nf'* allmählich in zwei Stämme. In den Querschnittsebenen des ersten Branchialbogens bildet sich der Stamm des Glossopharyngeus. Ein viel schwächerer Stamm für den Vagus bleibt in den Querschnittsebenen des zweiten Branchialbogens. Zwischen beiden Stämmen liegen noch einige spindelförmige Zellen, welche aber bald schwinden. In diesem Stadium kann man noch Reste des periaxialen Stranges px_2 erkennen. Der mediale Abschnitt des letzten hat sich in spindelförmige Zellen des nervenführenden Gewebes des Glossopharyngeus umgewandelt. Der laterale Abschnitt ist aber offenbar in Bindegewebszellen aufgelöst, wie man aus der allmählichen Auflockerung und Umwandlung der Form der Zellen des Stranges erschließen kann.

In diesem Stadium geht die erwähnte allmähliche Verschiebung der Rumpfsomite nach vorn. In den hinteren Querschnittsebenen des zweiten Kiemenbogens erscheint ein Somit, welches früher mehr distal lag. Der distale Abschnitt des Glossopharyngeusstammes dieses Stadiums bildet eine nicht scharf vom umgebenden Mesoderm abgegrenzte Anschwellung. Diese scheint jetzt nicht von der erwähnten Ektodermeinstülpung abgegrenzt zu sein. Erst in diesem Stadium erscheint also die Froriep'sche Anlage im Gebiete des Glossopharyngeus.

In Stadium 25 fand ich die ersten motorischen Neuroblasten im Gebiete des Glossopharyngeus. Hier sind sie viel schwieriger zu beobachten als an den vorderen Cranialnerven. Die Fortsätze der Neuroblasten verlaufen beim Glossopharyngeus bogenförmig aus den Abschnitten der Oblongata, welche ventralwärts von der Abgangsstelle des Nerven liegen. Noch schwieriger sind sie im Gebiete des Vagus, wo diese Verhältnisse noch schärfer ausgesprochen sind, zu beobachten. Demnach glaube ich, dass die Zeit des ersten Erscheinens der Neuroblasten beim Glossopharyngeus und Vagus eine frühere ist, als von mir angegeben wurde. In diesem Stadium sind die Stämme beider Nerven von einander getrennt, auf Schnitten mit deutlicher Faserung.

Der Glossopharyngeus dieses Stadiums, von seiner Abgangsstelle an bis zu der Froriep'schen Anlage gemessen, hat eine Länge von 0,8 mm. Im proximalen Abschnitte besitzt der Nerv, wie gesagt, eine faserige Struktur und einen Durchmesser von 0,02 mm. Distalwärts verdickt sich der Stamm allmählich und bildet eine spindelförmige Anschwellung von rein zelliger Struktur, welche in der distalen Hälfte des Nerven einen Durchmesser von 0,15 mm erreicht. Auf einer Strecke von etwa 0,08 mm ist diese Anschwellung mit der Froriep'schen Anlage verschmolzen. Die letzte liegt schon im Bereiche des dorsalen Gewölbes der Kiemenspalte und bildet einen ansehnlichen Vorsprung in der Richtung des Nerven.

In der distalen Hälfte der spindelförmigen Anschwellung des Glossopharyngeus finde ich in diesem Stadium größere und blasser sich färbende Zellen, deren Zahl in späteren Stadien sich bedeutend vermehrt, und schon im Stadium 26 kann man auf dünnen Schnitten einige dieser Zellen als bipolare Ganglienelemente mit Sicherheit deuten.

Dieselben Verhältnisse kann ich für den Vagus notiren. Der Nerv verläuft in Form eines flachen, distalwärts konvexen Bogens und erreicht die Froriep'sche Anlage, welche viel weiter entfernt als beim Glossopharyngeus, von der Austrittsstelle des Nerven aus der Oblongata liegt. Die zellige spindelförmige Anschwellung des Nerven verschmilzt im Stadium 26 mit der schon eingestülpten Froriep'schen Anlage. Im Stadium 29 waren bipolare Ganglienzellen im Centrum der Anschwellung sehr deutlich zu erkennen. Bei der Entwicklung des Glossopharyngeus und des Vagus war, wie oben gesagt, niemals ein Austritt von Zellen aus der Oblongata nachweisbar.

Hier schließe ich mit der Darstellung meiner Untersuchungen ab. Über spätere Stadien liegen mir noch einige Beobachtungen vor, welchen jedoch für das behandelte Thema keine große Bedeutung zukommt[1].

---

[1] Im vorigen Sommer habe ich viele und verschiedenartige Versuche angestellt, die Technik von Golgi auf die Anfangsstadien der Entwicklung wahrer Ganglien anzuwenden. Diese Versuche scheiterten vollständig. Die spinalen Nerven und Ganglien imprägnirten sich bei diesen Versuchen viel früher, als irgend welche nervöse Elemente der Oblongataregion. Ich bekam nur Präparate aus späten Stadien der Ganglienentwicklung. Cajal (17, pag. 639) erhielt wohl auch Präparate von relativ späten Stadien. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich das Präparat von Cajal (l. c. Fig. 7 *c*) einem Stadium, welches ungefähr meinem Stadium 27 ($FP = 5{,}2$) entspricht, zuschreibe. Ich folgere das aus der

Die Frage über die Entwicklung eines segmentalen Cranialnerven zerfällt in die Einzelfragen über die Entwicklung seiner Bestandtheile. Die Entstehung der centrifugalen Fasern ist durch die Arbeiten von His aufgeklärt worden. Über die Entwicklung der gangliösen Elemente der motorischen Nerven sind Angaben in der oben erwähnten Arbeit von Dohrn enthalten. Was diese beiden Fragen betrifft, so schließe ich mich den Ansichten dieser beiden Forscher an. Die Frage über die Entwicklung des Gewebes, aus welchem die Scheidenbildungen des Nerven entstehen, und welches ich als Stützgewebe des Nerven bezeichne, sowie die Fragen über die Entstehung der centripetalen, sensorischen Fasern und der Ganglien dieser letzten ist nach meiner Ansicht bis jetzt sehr wenig aufgeklärt worden. Was die erste dieser Fragen betrifft, so bildet dieselbe die Hauptaufgabe meiner Arbeit. Das Studium der Entwicklung der sensorischen Fasern und Ganglien der sensorischen Nerven erfordert eine andere Technik, als die bei meinen Untersuchungen in Anwendung gelangte. Ich muss auch bezweifeln, dass die für spätere Entwicklungsstadien so vorzügliche Technik von Golgi in ihrer modernen Anwendung für die frühesten Stadien der Entwicklung der Cranialnerven Vieles leisten kann.

Über die Entwicklung des Gewebes, aus welchem nach meiner Ansicht die Scheidengebilde des Nerven entstehen, und welchen man unberechtigterweise bald als Nerv, bald als Ganglion auffasste, sind die genauesten Angaben im Werke von Goette (39) enthalten. Bekanntlich betrachtet dieser Forscher den im Anfang der Entwicklung sich differenzirenden Stamm, welcher den Verlauf des embryonalen Nerven andeutet, als Nerv — den proximalen Abschnitt dieses Stammes als Ganglion. Dieser Auffassung kann ich mich, wie öfters gesagt, nicht anschließen. Durch die Arbeiten von His ward nämlich festgestellt, dass der Achsencylinder in Form eines Zellenfortsatzes aus dem Centralorgane wächst. Folglich kann der zellige Gewebsstrang, welcher im Verlaufe des Nerven sich bildet, nicht

Form des Querschnittes des Rückenmarkes (offenbar proximaler Abschnitt) und aus dem allgemeinen Entwicklungszustande der nervösen Elemente. In seinem Aufsatze hat Cajal die Methode nicht angegeben, welche ihm erlaubte, Präparate solch früher Stadien zu erhalten. Ich habe bemerkt, dass die Silberimprägnation im Stadium 27 nur dann erfolgte, wenn ich sehr kleine Stücke mindestens fünf Tage lang der Wirkung der Silberlösung aussetzte. Im Übrigen folgte ich den Angaben von Kölliker (19, pag. 9), mit dem Unterschiede jedoch, dass ich statt Celloidineinbettung eine Inclusion des Präparates in Hollundermark benutzte.

früher als bis die Achsencylinder erscheinen, als »Nerv« aufgefasst werden. Thatsächlich, wie wir sahen, enthalten die Stränge, welche Goette als Nerven oder Ganglien auffasst, noch lange Zeit nach ihrem Erscheinen keine nervösen Elemente. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, kommt man zu den richtigen Ansichten über die Entwicklung der Nerven, indem man die Angaben von His und Goette vereinigt.

Was die Processe der Entwicklung der Stämme, welche ich aus obigen Gründen als nervenführendes Gewebe bezeichne, betrifft, so stimmen meine Angaben mit den Angaben von Goette meistens überein. Abweichungen sind durch die Verschiedenheit des Untersuchungsobjekts zu erklären, und eben darum nehmen diese Abweichungen mein größtes Interesse in Anspruch.

Das Mesoderm des Vorderkopfes der Vogelembryonen, welches nach vorn vom ersten Kopfsomite liegt, kann in Folge seines Charakters nicht als ein Kopfsomit aufgefasst werden. Dieses Mesoderm entspricht seiner Lage nach dem ersten lateralen und medialen Kopfsomit von Bombinator. Goette fand, dass das Ganglion Gasserii (39, pag. 623) sich aus zwei Theilen bildet. Der laterale Theil entsteht aus dem ersten lateralen Segmente. Der mediale Theil entsteht aus dem ersten medialen Segmente. Bei Bombinator sind also die beiden Stämme des nervenführenden Gewebes (Ganglien nach Goette) des Trigeminus rein mesodermaler Herkunft. Diese Angabe gilt auch, im Ganzen genommen, für die Vögel. Der Truncus mandibularis ist bei den letzten rein mesodermaler Herkunft und entsteht ohne irgend welche Betheiligung der sog. »Ganglienleisten«. Der Truncus ophthalmicus zeigt ein etwas abweichendes Verhalten, indem dieser Stamm zum Theil aus dem Mesoderm, zum Theil aber aus dem Ektoderm der Supraorbitalregion entsteht.

Ferner fand Goette (pag. 665), dass das zweite laterale Somit von Bombinator den Facialis liefert. Diese mesodermale Herkunft des Stammes von nervenführendem Gewebe des Facialis bei Anuren kann ich zum Theile für Vögel bestätigen. Der mittlere und distale Abschnitt des Stammes ist, wie aus meinen Beobachtungen ersichtlich, rein mesodermal. Der proximale Abschnitt des Stammes dagegen wird durch die sog. »Ganglienleiste« geliefert.

Sehr wichtige Abweichungen von den Verhältnissen, welche Goette für Bombinator fand, zeigt die Entwicklung der zwei hinteren Cranialnerven der Vögel. Wie im Kapitel II erörtert, sind die lateralen Segmente und periaxialen Stränge, im Ganzen genommen,

identische Gebilde. Die von mir hervorgehobenen Unterschiede zwischen den periaxialen Strängen der Vögel und den lateralen Segmenten der Anuren sind hauptsächlich als Folgen der Reduktion der hinteren Visceralbögen bei den Vögeln zu erklären.

Nach Goette (pag. 670) wird der Glossopharyngeusstamm von Bombinator durch das dritte laterale Segment geliefert. Bei den Vögeln dagegen vollzieht sich im Anfange der Entwicklung des Glossopharyngeus die Differenzirung des nervenführenden Gewebes im Mesoderm, welches medial vom zweiten periaxialen Strange liegt (Taf. XI Fig. 1). Erst in späteren Stadien betheiligt sich auch dieser Strang beim Aufbaue des Glossopharyngeusstammes. Bei den höheren Formen (Vögeln) geht also die Abweichung von den Verhältnissen niederer Formen (Anuren) in dem Sinne, dass der periaxiale Strang sich aus dem Processe des Aufbaues des nervenführenden Gewebes zum Theile ausschließt.

Bei der Entwicklung des Vagus der Vögel wird diese für den Glossopharyngeus angedeutete Abweichung vollkommen realisirt. Der Vagusstamm von Bombinator (pag. 671) wird durch das vierte laterale Segment geliefert, bei den Vögeln dagegen entsteht das nervenführende Gewebe dieses Nerven durch eine Wucherung von Mesoderm, welche medial vom dritten Kopfsomite liegt. Die Elemente, welche bei Vögeln als unvollständiges Homologon des vierten lateralen Segmentes der Anuren zu betrachten sind (Taf. X Fig. 1 *gl. IV'w*), haben sich schon in frühen Stadien in das Gebiet der Anlage des zweiten Branchialbogens umgelagert. Diese Elemente sind demnach aus dem Entwicklungsprocesse des proximalen und des mittleren Abschnittes des Vagusstammes ausgeschlossen.

Die ontogenetischen Verhältnisse der drei Nerven Facialis, Glossopharyngeus und Vagus der Vögel sind von großem Interesse, denn sie zeigen, dass bei diesen Nerven die Abweichung vom primitiven Typus um so größer wird, je weiter nach hinten der Nerv liegt. Die Entwicklung des Facialis geht nach dem primitiven Typus vor sich. Sein nervenführendes Gewebe wird durch den periaxialen Strang geliefert. Bei der Entwicklung des Glossopharyngeus wird der periaxiale Strang zum Theil und bei der Entwicklung des Vagus ganz ausgeschlossen.

Diese Verhältnisse scheinen, wie schon bemerkt, im Zusammenhange mit der Reduktion der hinteren Visceralbögen bei höheren

Formen zu stehen. Im Gebiete des stark entwickelten Visceralbogens (Hyoidbogen) ist der periaxiale Strang (laterales Segment) stark entwickelt und liefert das nervenführende Gewebe des segmentalen Nerven dieses Bogens (Facialis). Im Gebiete des schwächer entwickelten Bogens (erster Branchialbogen) ist der periaxiale Strang dieser Gegend aus der Ontogenese des segmentalen Nerven zum Theil ausgeschlossen. Im Gebiete des rudimentären Visceralbogens (zweiter Branchialbogen) ist der periaxiale Strang ganz rudimentär und nicht vom periaxialen Strange des nach vorn liegenden Segmentes abgegliedert (vgl. Kap. II). Der segmentale Nerv (Vagus) entwickelt sich ohne Betheiligung des periaxialen Stranges. Daraus ist der Schluss zu ziehen, dass die periaxialen Stränge (laterale Somite) eher an die Entwicklung der Visceralbögen gebunden sind als an die Entwicklung der Nerven. Diese letzten entwickeln sich bei höheren Formen auch ohne Betheiligung der periaxialen Stränge (der lateralen Segmente), wie z. B. vorn der Trigeminus, hinten der Vagus.

Die hohe Bedeutung der periaxialen Stränge für die Entwicklung der Visceralbögen ist noch aus folgenden Betrachtungen ersichtlich. Der erste periaxiale Strang, welcher die Anlage des nervenführenden Gewebes des Facialis, und der zweite Strang, welcher die Anlage desselben Gewebes für den Glossopharyngeus liefert, bilden sich sehr früh (Stadium 11). Zu dieser Zeit sind noch keine Spuren der Anlagen von Nerven, welche ohne Betheiligung der periaxialen Stränge sich entwickeln, — des Trigeminus und Vagus — vorhanden. Die Mesodermwucherungen, welche das nervenführende Gewebe dieser Nerven bilden, erscheinen viel später. Es ist klar, dass das Erscheinen der periaxialen Stränge zeitlich mit der Entwicklung der Visceralbögen übereinstimmt. Die periaxialen Stränge erscheinen, sobald die Bildung der Bögen angebahnt wird (Stadium 11 bis 15).

Die Vorgänge der wirklichen Nervenentwicklung sind sehr späte Vorgänge, wie das der Trigeminus und Vagus zur Genüge beweisen. Bei diesen letzten Nerven verläuft der Entwicklungsvorgang in reiner Form vor uns. In Folge dessen können wir den Moment, in welchem die ersten Anfänge des Vorganges angebahnt werden, sicher feststellen. Bei der Entwicklung des Facialis und Glossopharyngeus dagegen beobachten wir im Anfange die Entwicklung einer zusammengesetzten Anlage, welche erst in späteren Stadien (Glossopharyngeus) zum Theil auch die Anlage

des nervenführenden Gewebes liefert. Das frühe Erscheinen der periaxialen Stränge, welche man als »Ganglien« oder »Nerven« deutet, beweist demnach nicht eine frühe Entwicklung der Ganglien oder Nerven. Früh erscheint hier eine zusammengesetzte Anlage, welche hauptsächlich mit der Entwicklung der Visceralbögen verbunden ist und in späteren Stadien auch das nervenführende Gewebe der Nerven liefert.

Ob die Bedeutung der periaxialen Stränge (lateraler Segmente) für die Entwicklung der Visceralbögen bloß darin besteht, dass ein Theil derselben die Muskulatur der Bögen liefert, wie Goette angab (pag. 663 u. f.), lasse ich vorläufig für dahingestellt.

Zum Schlusse füge ich noch einige Bemerkungen über die Angaben dieser Arbeit, welche die Entwicklung der wahren Ganglien betrifft, hinzu. Ich hoffe nächstens auf diese Frage anderswo zurückzukommen. Meine Beobachtungen haben mir gezeigt, dass die proximalen Abschnitte des Trigeminusstammes und des Facialisstammes außer den spärlichen spindelförmigen Zellen, welche als Ganglien der motorischen Stämme beschrieben waren, keine gangliösen Elemente enthalten. Dieses Verhalten des Facialis, dessen proximaler Abschnitt durch die sog. »Ganglienleiste« gebildet wird, zeigt mir, dass diese Leisten im Kopfe der Vögel keine Beziehungen zur Entwicklung wahrer Ganglien haben können. Die proximalen Abschnitte des Trigeminusstammes und des Vagusstammes entstehen, wie oben gezeigt, ohne Betheiligung der Ganglienleisten. Es folgt daraus, dass die Ganglien dieser Nerven auch ohne Betheiligung der Ganglienleisten entstehen müssen. Ferner fand ich, dass wahre Ganglien in großer Entfernung vom Medullarrohre und in unmittelbarer Nähe von den Froriep'schen Anlagen erscheinen.

Dieses Verhalten für den Facialis und Glossopharyngeus ist sehr wichtig. Aus obigen Beobachtungen ist ersichtlich, dass die distalen Abschnitte dieser Stämme aus dem Mesoderm entstehen. Die ektodermalen Abschnitte der Stämme, welche durch die Ganglienleisten gebildet werden, reichen nicht bis zu der Gegend der Kiemenspalten oder Schlundsäcke, wo eben die Froriep'schen Anlagen erscheinen (Taf. IX Fig. 2 und 7, Facialis). Die wahren Ganglien erscheinen demnach in den mesodermalen Abschnitten der Nervenstämme. Es ist ferner bekannt, dass in frühen Entwicklungszuständen die Ganglienzellen eines Sinnesnerven wie dem Achsencylinder seitlich apponnirt erscheinen. Auf Grund dieser Verhältnisse äußerte ich

anderswo (34) die Meinung, dass die Ganglienzellen Mesodermzellen seien, welche, wie auch andere Forscher glauben, dem Nerven apponnirt wären. Diese Ansicht nehme ich jetzt zurück.

Ich fand also, dass die wahren Ganglien der sensiblen Nerven in späten Stadien und später als die Fusion des Nervenstammes mit der FRORIEP'schen Anlage stattgefunden hat, erscheinen; ferner, dass die wahren Ganglien in mesodermalen Abschnitten des Stammes in unmittelbarer Nähe der FRORIEP'schen Anlagen erscheinen. Diese Beobachtungen sprechen also gleichfalls gegen die Auffassung der Kopfleisten der Vogelembryonen als Anlagen von Ganglien.

Dass in der Spinalregion die Bedeutung der Ganglienleisten eine andere oder vielmehr eine zum Theil andere sein kann, wiederhole ich hier nachdrücklich.

Landhaus in Puschkino.

Litteraturverzeichnis.

1) J. BEARD, The System of Branchial sense Organs and their Associated Ganglia in Ichthyopsida etc. The Quarterly Journal. 1885.

2) —— The Development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. Ebenda 1888.

3) —— A Contribution to the morphology and development of the nervous system of Vertebrates. Anatomischer Anzeiger. Bd. III.

4) VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Akademie Amsterdam. 1882.

5) N. KASTSCHENKO, Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1887.

6) A. FRORIEP, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Ebenda 1885.

7) —— Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Ebenda 1883.

8) C. GEGENBAUR, Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII.

9) E. BÉRANECK, Recherches sur le developpement des nerfs crâniens chez les Lézards. Recueil Zoologique Suisse. Bd. I.

10) E. Béraneck, Etude sur les replis medullaires du poulet. Ebenda. Bd. IV.
11) G. Chiarugi, Observations sur les premieres phases du développement des nerfs encéphaliques chez les Mammifères, et en particulier, sur la formation du nerf olfactif. Archives italiennes de Biologie. Bd. XV.
12) —— Sur les myotomes et sur les nerfs de la tête postérieure et la region proximale du tronc dans les embryons des Amphibies anoures. Ebenda. Bd. XV.
13) —— Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti Soc. Toscana Sc. N. Vol. X. Original leider unzugänglich. Nach dem Referate von Prof. C. Emery im Neapeler Jahresbericht für 1889 citirt.
14) M. von Lenhossék, Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1891.
15) C. Kupffer, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV.
16) A. Kölliker, Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLIII.
17) S. R. Cajal, A quelle époque aparaissent les espansions des cellules nerveuses de la moélle épinière du poulet. Anatomischer Anzeiger. Bd. V.
18) M. von Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anatom. Anzeiger. Bd. VII.
19) A. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LI.
20) J. Rückert, Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anatomischer Anzeiger. Bd. II.
21) M. Marshall, The Development of the Cranial Nerves in the Chick. The Quarterly Journal. Vol. XVIII.
22) A. Dohrn, Über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII.
23) —— Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. Ebenda. Bd. X.
24) —— Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Ebenda.
25) His, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abh. der sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. Bd. XIII.
26) —— Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1887.
27) —— Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Ebenda. 1890.
28) —— Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Ebenda. 1889.
29) —— Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.
30) A. Sedgwick, Notes on Elasmobranch Development. The Quarterly Journal. 1892.
31) N. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo. Anat. Anzeiger. Bd. III.

32) His, Eröffnungsrede beim sechsten anatomischen Kongress. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1892.
33) N. Goronowitsch, Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes. Morph. Jahrbuch. Bd. XIII.
34) —— Die axiale und die laterale (A. Goette) Kopfmetamerie der Vögelembryonen etc. Anatomischer Anzeiger. Bd. VII.
35) A. Babuchin, Übersicht der neuen Untersuchungen über Entwicklung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Reichert und du Bois Reymond. 1876.
36) A. Goette, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft V. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges.
37) Julia Platt, Studies on the primitive axial Segmentation of the Chick. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XVII.
38) Rabl, Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1892.
39) A. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
40) A. Sewertzoff, Zur Frage über die Segmentirung des Kopfmesoderms bei Pelobates fuscus. Bulletin de la Société imperiale des naturalistes de Moscou. 1892.
41) N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLIV.
42) H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXV.
43) W. Vignal, Développement des éléments du système cérébrospinal chez l'homme et les mammifères. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1889.
44) Foster und Balfour, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. (Deutsche Ausgabe.)
45) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII—XI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Ab Augenblase,
Ad Aorta dorsalis,
Ax Achsenstrang,
Dp vordere Darmpforte,
Go Anlage des Gehörorgans,
Gl »Ganglienleiste«,
Hep Herzepithel,
j Vena jugularis,
Kd Kopfdarm,
Mc Myocardlamelle,

md Mandibularbogen,
mp Mittelplatte,
ms Mesoderm, Mesenchym,
Mh Mittelhirn,
mt_2, mt_3 zweiter, dritter Kopfsomit,
Ob Oblongata,
Pc Perikardialcölom,
px_1, px_2 erster, zweiter periaxialer Strang,
SsI, *SsII* erster, zweiter Schlundsack,
Vh Vorderhirn.

Für alle übrigen Bezeichnungen vgl. den Text.

Alle Figuren beziehen sich auf Hühnerembryonen. Die Schnitte sind mit der großen Camera von Abbe unter folgenden optischen Kombinationen gezeichnet: Zeiss Kompens. Oc. 2, 4, 6 mit Apochrom. Obj. AB = 16 mm, 4 mm und Hom. Immers. 2 mm. Die Vergrößerungen sind für Comp. Oc. 2 folgende: 2,16 = 40, 2,4 = 180, 2 H.I.2 = 370. Die Vergrößerungen mit C.O4 und 6 sind durch Multiplikation obiger Werthe durch 2 resp. 3 zu erhalten.

Tafel VIII.

Fig. 1. Wachsmodell des primären Vorder- und Mittelhirnes und eines Theiles der Oblongata-Region eines Hühnchens mit 9 Paar primären Somiten. Vergrößerung ungefähr 20.
Fig. 2. Schnitt aus der Mittelhirnregion des Stadium 8. Optische Kombination 2/4.
Fig. 3. Aus den vordersten Abschnitten der Augenblasenregion vom Stadium 6. Ok. 4/4.
Fig. 4. Aus derselben Region des Stadiums 9, Ok. 4/4. Schnitte aus der Querschnittsebene *yy'* von Fig. 1. Fig. 5. Stadium 12. Fig. 6. Stadium 9. Fig. 7. Stadium 10. Fig. 9. Stadium 6. Alle unter 2/4 gezeichnet.
Fig. 8. Ein Schnitt vom Stadium 5, welcher das blinde Ende des Kopfdarmes trifft, 4/16.
Fig. 10. Aus der Mittelhirnregion vom Stadium 8, 2/4.

Tafel IX.

Fig. 1. Schwach geneigter schräg-horizontaler Schnitt aus den hinteren Ebenen des zweiten Kopfsomites des Stadiums 14, 4/4.
Fig. 2. Schnitt aus der Gegend, welche unmittelbar hinter dem ersten Schlundsack liegt, vom Stadium 11, 4/4.
Fig. 3. Querschnittsebene des Hyoidbogens und der hinteren Abschnitte des Gehörorgans vom Stadium 15, 4/16.
Fig. 4. Querschnittsebene unmittelbar vor dem ersten Schlundsack vom Stadium 11, 4/4.
Fig. 5. Aus der Gegend der bilateralen Anlage der Medullarplatte vom Stadium 5, 4/16.
Fig. 6. Abgliederung der Gehirnbasis von der Kopfdarmwand im Stadium 6, 4/4.
Fig. 7. Querschnittsebene des ersten Schlundsackes vom Stadium 11, 4/4.
Fig. 8. Querschnittsebene der Anlage des Infundibulums *li* vom Stadium 8, 4/16.
Fig. 9. Ebene hinter dem ersten Schlundsack vom Stadium 11, 4/4.

Tafel X.

Fig. 1. Querschnittsebene des dritten Kopfsomits vom Stadium 11, 4/4.
Fig. 2. Erste Anlage des Truncus ophthalmicus des nervenführenden Gewebes des Trigeminus. Stadium 17, 2/4.
Fig. 3. Bild von Zellenmigration aus der Oblongatawand vom Stadium 23—24. Gebiet des Trigeminus, 6/4.
Fig. 4. Aus den vorderen Querschnittsebenen der Augenblasenregion vom Stadium 8, 6/16.
Fig. 5. Abgliederung der Medullarplatte vom Gewebe der sog. »Ganglienleisten« im Mittelhirne vom Stadium 6, 4/4.
Fig. 6. Aus der Mittelhirnregion vom Stadium 3, 4/4.
Fig. 7. Aus den Querschnittsebenen des dritten Kopfsomits vom Stadium 10, 4/4.
Fig. 8. Anlage der sekundären Leisten vom Stadium 9, 4/4.
Fig. 9. Seitlicher Sagittalschnitt durch das Gebiet der Anlage des nervenführenden Gewebes des Trigeminus. Stadium 17, 2/4.
Fig. 10. Schräg horizontaler Schnitt durch den zweiten periaxialen Strang vom Stadium 11, 2/4.

Tafel XI.

Fig. 1. Querschnitt aus den Ebenen der Anlage des ersten Branchialbogens vom Stadium 19. Erste Anlage des nervenführenden Gewebes des Glossopharyngeus. 4/4.
Fig. 2. Bildung der Spongiosa im proximalen Abschnitte des Trigeminus stammes. Stadium 20, 6/4.
Fig. 3. Aus den Ebenen der Anlage des zweiten Branchialbogens vom Stadium 20. Erste Anlage des nervenführenden Gewebes des Vagus. 2/4.
Fig. 4. Isolation von embryonalen Achsencylindern des Trigeminus bei dem Stadium 26, 6/H.I.2.
Fig. 5. Mesenchymliefernde Ektodermproliferation des Stadiums 4, 6/4.
Fig. 6. Aus der Mittelhirnregion vom Stadium 5, 4/4.
Fig. 7. Erste Anlage des nervenführenden Gewebes des Trigeminus. Stadium 14—15. Querschnittsebene vor dem ersten Schlundsack. 4/4.
Fig. 8. Macerationspräparat des nervenführenden Gewebes des Trigeminus. Stadium 21, 2/H.I.2.
Fig. 9. Querschnittsebene der Anlage des ersten Branchialbogens vom Stadium 21, 4/4.
Fig. 10. Querschnitt aus dem vorderen Drittel der Zona tergalis vom Stadium 1, 2/4.

Zur Phylogenie der Säugethierhaare.

Von

Dr. F. Maurer,

a. o. Professor der Anatomie in Heidelberg.

Im letzten Jahre sind einige Arbeiten erschienen, welche sich mit der Entwicklung und der Anordnung der Haare und Schuppen bei Säugethieren beschäftigen. Dieselben haben unsere Kenntnisse in Bezug auf die verschiedene Beschaffenheit des Haarkleides bei Säugethieren gefördert, ohne aber unser Urtheil über die Phylogenie des Haares als Organ zu klären.

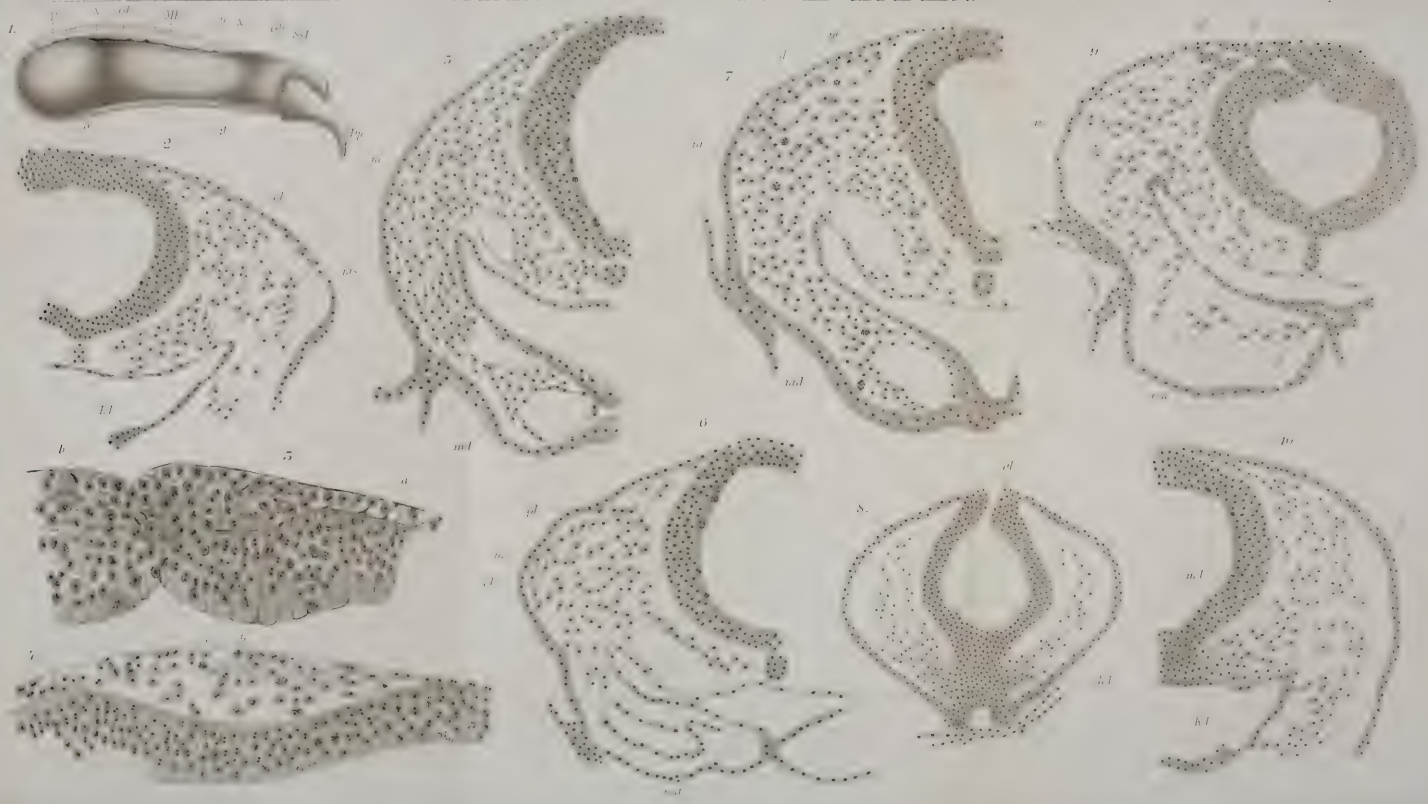
Es sind dies die Arbeiten von Meijerle[1], die bei M. Weber ausgeführt wurde, und von Römer[2]. Aus den Befunden von Meijerle ergiebt sich, dass bei vielen Säugethieren die Haare eine Anordnung in Gruppen zeigen, welche in alternirenden Reihen über den Körper vertheilt sind.

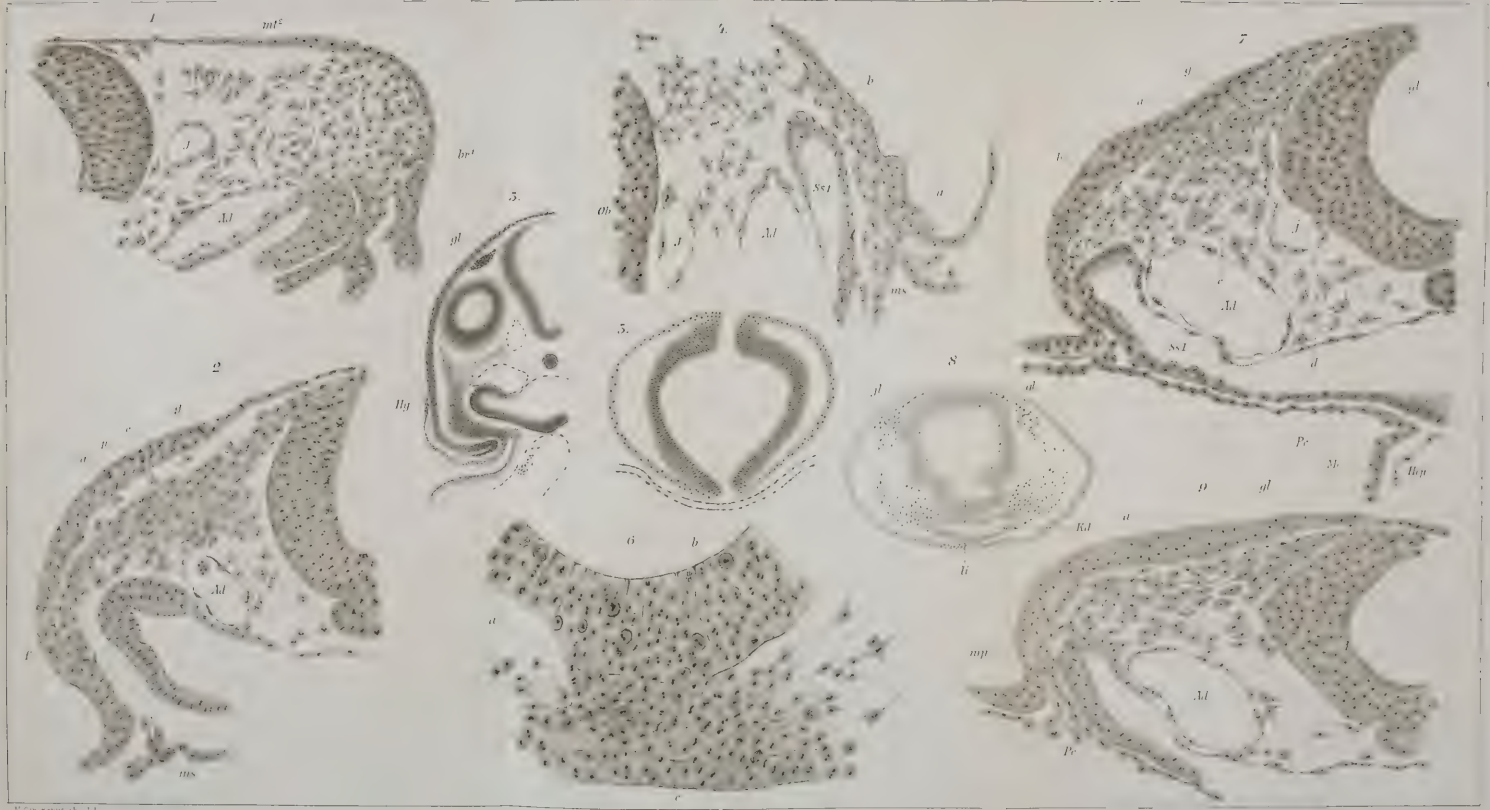
Diese Anordnung in Verbindung mit der Thatsache, dass bei Schuppen- und Gürtelthieren die Haare zum Theil am hinteren Rande der Schuppe zu drei oder mehreren auftreten, zum Theil zwischen den Schuppen regelmäßig vertheilt sind, führt Meijerle zu dem Schluss, dass da, wo Schuppen bei Säugethieren fehlen, die Anordnung der Haare darauf hinweist, dass einmal Schuppen bestanden und dass die Anordnung der Haare darin ihre Erklärung finde. Meijerle schließt sich darin der früher schon von M. Weber[3]

[1] J. C. H. de Meijerle, Over de Haren der Zoogdieren; in't bizonder over hunne Wijze van Rangschikking. Inaugural-Diss. Leiden 1893.

[2] F. Römer, Über den Bau und die Entwicklung des Panzers der Gürtelthiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXVII. N. F. XX.

[3] M. Weber, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus Manis. Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien. Bd. II. Heft 1. pag. 5. 1891.





Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

vorgelegten Anschauung an, die nach Befunden an Manis in Vergleich mit einigen Edentaten und Nagern gewonnen wurden. In einer kürzlich erschienenen Mittheilung[1] knüpft Weber daran weitere Betrachtungen über Beziehungen zwischen Haarkleid und Schuppenbildungen bei Säugethieren, wobei er zugleich einige Angaben, welche ich in meiner letzten Arbeit[2] betreffs der Anordnung der Haare gemacht habe, kritisirt. Die Phylogenie der Haare behandelt Weber dabei als eine offene Frage, indem er von den Haaren, die hinter den Schuppen als sparsame und kleine Gebilde auftreten sollen, sagt: »ob diese sich durch Umbildung von kleineren Schuppen entwickelten oder aber aus Nervenendhügeln hervorgingen, die zwischen den Schuppen gelegen waren, wage ich nicht zu entscheiden«. Daraus ergiebt sich, dass Weber noch an der Möglichkeit der Entstehung von Haaren aus Schuppen festhält.

Weber leitet die Säugethiere von primitiven, beschuppten, poikilothermen Reptilien ab. Sie waren mit Schuppen bedeckt. Hinter diesen Schuppen traten anfänglich kleine und sparsame Haare auf.

Römer leitet die Säugethiere von schuppentragenden Reptilien ab, welche unter Verlust des Schuppenkleides Haare entwickelten. Die Haare leiten sich in so fern von Schuppen ab, als sie aus den Epidermiseinsenkungen zwischen den Schuppen entstehen durch eine Verhornung der Epithelzellen. Römer denkt sich die primitiven Säugethiere als mit dichtem Haarkleid versehene Formen. Bei solchen kommt es in wenigen Gruppen sekundär zur Entwicklung von Schuppen. Die Säugethierschuppen sind somit sekundäre Neuerwerbungen, welchen bereits ein Haarkleid vorausging. Römer begründet dies u. A. damit, dass embryonal bei Dasypus Haaranlagen auf den Papillen, d. h. zwischen den Schuppen auftreten, die später sich rückbilden.

Für die Phylogenie des Haares wird durch alle diese Ausführungen nichts gewonnen, es wird der Bau des Haares nicht verständlich. Alle Versuche, die Hautorgane der Säugethiere von ähnlichen Organen niederer Formen abzuleiten und darauf eine stammesgeschichtliche Herleitung der Säugethiere überhaupt zu stützen, ent-

---

[1] M. Weber, Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugethieren. Anatom. Anzeiger. 8. Jahrg. 1893. Nr. 12 und 13.

[2] F. Maurer, Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethierhaare. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. 4. Heft. 1892.

behren der nothwendigen Begründung, so lange die phylogenetische Ableitung des Haares nicht erwiesen ist.

In meiner oben citirten Arbeit habe ich versucht, gerade diese Frage nach der phylogenetischen Ableitung des Haares zu lösen. Bei der Wichtigkeit, welche die Beurtheilung des Haarkleides der Säugethiere für die ganze Stellung dieser Thiergruppe im System besitzt, kann es nur von Vortheil sein, wenn dieses Problem von möglichst verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen wird. Ich ergreife darum gern die Gelegenheit, an die Ausführungen Weber's anknüpfend, meine Befunde und Äußerungen nochmals kurz klar zu stellen und zu sehen, ob sie nicht mit Weber's Angaben zu vereinigen sind.

Der Ausgangspunkt der Untersuchungen und Betrachtungen Weber's ist von dem meinigen von vorn herein verschieden. Weber sucht den Schwerpunkt der Frage nach der Herkunft des Haarkleides in der Gruppenstellung und Vertheilung der Haargruppen auf dem Körper, die er mit Reptilienschuppen in Beziehung bringt. Den Ausgangspunkt für mich bot das Haar als Einzelorgan.

Um ein solches Organ in Bezug auf seine morphologische Bedeutung beurtheilen zu können, ist in erster Linie sein Bau zu untersuchen. In zweiter Linie kommt seine Entwicklung in Frage. Drittens kann unter Umständen die topographische Vertheilung auf dem Körper Bedeutung erhalten.

Um die phylogenetische Ableitung eines Organs klar zu stellen, ist zunächst zu entscheiden, ob ein Organ in dem Zustand, in welchem es bei einer Thierform gefunden wird, ein primäres Gebilde ist, ein Organ sui generis, oder ob es sich aus Organen anderer Thiergruppen verwandten Charakters herausgebildet hat und sein Bau unter dem Wechsel der Funktion gewisse charakteristische Veränderungen erlitten hat. Hierfür ist wieder der Bau und die Entwicklung, ferner die topographische Anordnung am Körper von Bedeutung, aber nur dann, wenn sie auch vollständig berücksichtigt wird. Specialisire ich diesen letzteren Punkt für die Haare, so dürfen z. B. nicht so wichtige Anordnungen, wie sie die großen Tasthaare am Kopf der Säugethiere zeigen, ganz übergangen werden. — Seither wurden zur Vergleichung mit den Säugethierhaaren stets nur Schuppen- und Federbildungen zur Vergleichung herangezogen. Ich habe nun (l. c.) die Hautsinnesorgane niederer Wirbelthiere dafür in Anspruch genommen.

Das Haar der Säugethiere ist ein so komplicirt gebautes und

hoch organisirtes Gebilde, und seine Funktionen sind so vielseitige, dass es jedenfalls eine sehr lange Geschichte hinter sich hat. Fragt man, ob es innerhalb der Säugethiere entstanden ist, so kann man nur sagen, dass bei den heute lebenden Säugethieren das Haar als Organ eine im Wesentlichen gleich hohe Ausbildung besitzt. Aus den bestehenden Unterschieden lässt sich jedenfalls nicht auf seine allmähliche Entstehungsweise innerhalb der Säugethiere schließen. Diese Thiergruppe, wie sie heute existirt, hat das Haarkleid als etwas Fertiges überkommen, und es ist die phylogenetische Ableitung der Haare desshalb auch nicht durch Studien an Säugethieren allein zu entscheiden. Zur Lösung dieses Problems hat man die Hautorgane niederer Wirbelthiere zu berücksichtigen.

Im Integument der Wirbelthiere sind zwei Arten von Organen in morphologischem Sinne zu unterscheiden. Die Organe der einen Gruppe entstehen zuerst rein in der Epidermis und das Corium wird erst in zweiter Linie als stützender und ernährender Apparat in Mitleidenschaft gezogen. Solche Organe hat man als Epidermoidalgebilde zu bezeichnen. Dieselben sind durch die Hautdrüsen, vor Allem aber durch die Hautsinnesorgane der niederen Wirbelthiere und die Haare der Säugethiere repräsentirt.

Eine zweite Gruppe von Organen findet ihren Ausgangspunkt in einer Coriumerhebung, einer Lederhautpapille. Über eine solche zieht die Epidermis entweder glatt und unverändert weg, oder sie betheiligt sich, sekundär nach verschiedener Richtung differenzirt, am Aufbau eines solchen Gebildes. Diese Organe stellen Integumentalgebilde dar und sind in den Hautwarzen und mannigfachen Schuppenbildungen niederer Wirbelthiere sowie in den Federn der Vögel entwickelt.

Wo beide Formen von Organen neben einander bestehen, wie bei Fischen, treten sie naturgemäß in topographische Beziehung. Die Hautsinnesorgane sind auf oder zwischen den Schuppen angeordnet.

Betrachten wir nun zunächst die einzelnen Organe in Bezug auf ihre Entwicklung und ihren Bau, abgesehen von ihrer Vertheilung auf dem Körper.

Der Ausgangspunkt einer jeden Schuppe ist die Coriumpapille. Bei Fischen bildet sich die Schuppe als Hartgebilde im Corium in verschiedenster Weise aus. Die Epidermis kann dazu ihr Theil beisteuern durch Ablagerung von Schmelz wie bei Selachiern und Ganoiden, sie thut es aber nicht bei allen Gruppen (Teleostier). Bei Amphibien kommt es nicht zur Bildung von Schuppen, wohl aber zur

Bildung von Coriumpapillen. Auf diesen stellt sich in der Epidermis auch hin und wieder ein starker Verhornungsprocess ein und es entstehen Hornzapfen, aber erstens nur bei einigen Formen, und zweitens haben diese Gebilde häufig nur vorübergehenden Bestand, treten vielfach im Hochzeitskleid auf, z. B. bei Tritonen, haben dann die Bedeutung sekundärer Sexualcharaktere. Bei Reptilien spielen die Hornschuppen als konstante Gebilde eine große Rolle. Sie bilden eine Coriumerhebung, auf welcher die Epidermis mächtig verhornt ist. Ihre Gesammtform ist eine abgeplattete. Sie liegen schräg auf dem Körper und lassen eine obere und untere Fläche unterscheiden. Sie sind meist in alternirenden Reihen angeordnet. Bei der Vogelfeder wird die Papille frühzeitig in die Tiefe gesenkt und es tritt dann ein enormer Verhornungsprocess an der überziehenden Epidermis auf, der zur Federbildung führt.

Mit solchen Schuppen- und Federbildungen hat man die Haare der Säugethiere vielfach verglichen. Es zeigen sich aber schon im Bau der fertigen Gebilde sehr bedeutsame Verschiedenheiten, welche ihre Homologie unhaltbar machen.

Die Unterschiede beruhen im Bau des freien Haares und der Schuppe resp. Feder, ferner in den Scheiden und drittens in den Verhältnissen der Papille. Das freie Haar ist ein drehrundes Gebilde, spitz auslaufend. Man hat Rinde und Mark an ihm zu unterscheiden. Die Schuppen und Federn sind bilateral symmetrisch oder biserial gebaut und lassen stets eine obere und untere Fläche erkennen. An der Feder unterscheidet man Spule und Schaft mit der Fahne. Was man bei der Feder als Mark bezeichnet ist in keiner Weise mit dem Haarmark vergleichbar.

Wird eine Hautschuppe mit ihrer Papille in die Lederhaut eingesenkt, wie dies z. B. bei der Feder geschieht, so ist die epitheliale Scheide eines solchen Gebildes stets eine einfache. Es ist also, und das möchte ich speciell betonen, bei einer Tieflagerung der Papille eine komplicirte epitheliale Scheidenbildung des daraufsitzenden Horngebildes nicht erforderlich, sie wird durch die Tieflagerung nicht erklärt und es darf daher ein Epidermoidalgebilde, welches auf einer tiefliegenden Papille aufsitzt und eine komplicirte Scheide besitzt, nicht direkt als eine in die Tiefe gesenkte Hautpapille oder Schuppe gedeutet werden, wie dies wohl bei der Feder zulässig ist. Beim Haar müssen andere komplicirtere Verhältnisse hinzukommen, die sich nicht auf

die Papille und nicht auf den einfachen Verhornungsprocess der überziehenden Epidermis beschränken und nicht daraus verständlich werden. Das Haar besitzt eine innere und eine äußere Wurzelscheide. Nur die äußere geht in die Epidermis über, da wo der Haarschaft nach außen hervortritt, die innere begleitet den Haarschaft im Follikel nur eine Strecke weit, hört, bevor der Schaft nach außen hervortritt, mit freiem Rande auf. Dies Verhalten ist dem Haar eigenthümlich und wird, wenn man das Haar mit einfacher Hautwarze, Schuppe oder Feder vergleicht, nicht verständlich.

Die Papille sämmtlicher Hautwarzen bei niederen Wirbelthieren, die Schuppen der Reptilien und die Federn sind reichlich mit Nerven versorgt, die theils zur Epidermis verlaufen, theils in Tastkörperchen innerhalb der Papille endigen. Die Papille des Haares ist nervenlos.

So ist der Bau des gesammten Haares ein ganz einzig dastehender, während Hautwarzen, Schuppen, Federn sich morphologisch wohl auf einander beziehen lassen.

Aber nicht nur im Bau, sondern auch in der Entwicklung nimmt das Haar eine Sonderstellung den seither betrachteten Gebilden gegenüber ein. Bei allen Warzen-, Schuppen- und Federbildungen tritt zuerst eine Coriumerhebung auf, die Epidermiswucherung folgt nach. Die Haaranlage ist zuerst in vielen Fällen eine rein epidermoidale, und diese Anlage besitzt eine charakteristische Knospenform. Die Betheiligung des Corium kann eine frühzeitige sein, bildet aber niemals zuerst eine Papille, sondern stellt nur als eine Gruppe dicht angeordneter Zellen die Anlage des späteren Haarbalges dar. Bei gewissen Säugethieren, z. B. Dasyurus, tritt die Balganlage erst später auf und die erste Haaranlage ist eine rein epidermoidale. Ich muss dies Weber's Einwand gegen meine Auffassung der Haaranlage gegenüber hervorheben und verweise auf Figuren 5 und 6 Taf. XXIV meiner erwähnten Arbeit. Weber sagt, dass, wie sich auch aus meinen Abbildungen frühester Haaranlagen ergebe, die Lederhaut von vorn herein sich an deren Bildung betheilige.

Um eine eigene Anschauung von der Bildung des Haares zu erhalten, wählte ich einige Vertreter verschiedener Säugethiergruppen aus und fand bei Beutelthieren, Insectivoren, Carnivoren und Nagern die Vorgänge im Wesentlichen gleich. Daraus ergab sich, dass der einzige wesentliche erste Bestandtheil einer Haaranlage durch

eine scharf begrenzte Zellenknospe der tiefsten Epidermislage geboten ist. Eine Betheiligung des Corium braucht von vorn herein nicht zu bestehen, sie tritt aber dann stets hinzu. Die Haarpapille ist eine sehr späte Bildung. Die Vorgänge reihen sich in folgender Weise an einander: 1) Epidermoidale Knospe, 2) Anlage des Haarbalgs, 3) Tieflagerung der Knospe durch Einwachsen der epidermoidalen Anlage ins Corium, 4) Bildung der Papille, 5) Entstehung des Haarschafts, 6) Bildung der Wurzelscheiden.

In allen Fällen, mag die Haarbalganlage gleichzeitig mit der Epidermisknospe oder später auftreten, bildet sich doch die Haarpapille stets erst später aus, nachdem die Haaranlage als Epidermiszapfen in die Lederhaut eingewachsen ist. Im Grunde der Epidermiseinsenkung besteht immer die Epithelknospe als Anlage des späteren Haarschaftes.

Wir sehen hieraus, dass in der Entwicklung und im späteren Bau das Haar Besonderheiten zeigt, die aus einfachen Hautwarzen, Schuppen und Federn absolut unverständlich bleiben. Es handelt sich hier immer noch um das einzelne Haar, nicht um die Anordnung dieser Gebilde, die erst in späterer Linie zu berücksichtigen ist.

Ich muss hier noch auf weitere Einwände Weber's meinen früheren Ausführungen gegenüber eingehen. Weber sagt l. c. pag. 414 Anmerkung:

»Folgende Erwägung hätte doch vielleicht Erwähnung verdient: Die hohe Specialisirung, die das Haar erreicht hat, deutet auf seine lange Vorgeschichte. Die Specialisirung war gerichtet auf Längenwachsthum, somit auf Hornproduktion, demnach auf hohe Leistung des epithelialen Theiles des Haares. Dass dies sich schließlich auch in der individuellen Entwicklung des Haares bemerkbar machte durch vorschnelle Bethätigung des epithelialen Theiles bei der ersten Anlage des Haares, während der bindegewebige Theil dem gegenüber zurücktrat, scheint mir ein Punkt zu sein, der wenigstens Erwähnung verdient. Denkbar wäre es, dass erst innerhalb der Haarthiere die Papille, die später Haarpapille wird, auch zeitlich zurücktrat. Es wäre nicht der erste Fall, dass ein zusammengesetztes Organ allmählich eine ontogenetische Entwicklung erlangte, die mit seiner phylogenetischen nicht mehr in Harmonie ist. Da bei der sehr wichtigen Frage nach der Phylogenie des Haares Vorsicht sicher geboten ist, sollte dieser Punkt wenigstens berührt werden.«

Darin liegt ausgedrückt, dass ich den ontogenetischen Vorgängen eine zu große Bedeutung beimesse. Ich lege aber nur Werth

auf die ontogenetischen Entwicklungsvorgänge bei Haaren, in so weit sie zusammen mit dem späteren Verhalten in Einklang stehen mit den gleichen Befunden der in Vergleichung gezogenen Organe niederer Thierformen. Der Verhornungsprocess und das Längenwachsthum sind bei der Vogelfeder in viel höherem Maße ausgebildet als beim Haare, und doch sehen wir, dass die Feder sich stets zuerst als eine typische Lederhautpapille anlegt, über welche die Epidermis glatt und unverändert wegzieht. Es spricht der Umstand, dass beim Haar dies in der Ontogenie anders ist nicht mit Sicherheit dagegen, dass doch die phylogenetische Grundlage der Feder und Haare in der Reptilienschuppe eine gleiche sei. Es ist selbstverständlich, dass ich mir diese sehr naheliegende Frage auch vorgelegt habe. Sie erscheint mir aber schon durch meine früheren Ausführungen erledigt. Denn wenn eine andere Deutung der jedenfalls eigenartigen Entwicklungsvorgänge des Haares, die in dem Bau des ausgebildeten Organs nach allen Richtungen hin eine Stütze findet, zwanglos gegeben werden kann, so hat diese nach meiner Auffassung einen großen positiven Werth, da sie durch eine kontinuirliche Reihe von Thatsachen begründet erscheint.

Ich versuchte nun, die Entwicklung und den Bau des Haares zu vergleichen mit der Entwicklung und dem Bau der Hautsinnesorgane niederer Wirbelthiere, und es ergaben sich dabei Übereinstimmungen, die meine Erwartungen, welche ich Anfangs hegte, bei Weitem übertrafen. Es werden daraus eigentlich alle Besonderheiten im Bau des Haares vollkommen verständlich.

Hautsinnesorgane kommen bei allen wasserlebenden Wirbelthieren vor, einerlei ob sie Schuppen haben oder nicht, es sind viel ältere Organe als die Schuppen. Sie sind, wenn auch im Einzelnen verschieden, doch im Wesentlichen sehr gleichartig gebaut. Das ganze Gebilde ist zuerst epithelial, hat eine knospen- oder meilerförmige Gestalt, wesshalb man sie als Endknospen und Endhügel unterschieden hat. Im Centrum eines jeden solchen Gebildes liegen die birn- oder stäbchenförmigen Sinneszellen, die verschiedener Natur sein können. Sie werden theils vom Trigeminus, theils vom Vagus versorgt, doch müssen auch, wie mich weitere Untersuchungen gelehrt haben, viele solche Gebilde von Ästen der segmentalen Spinalnerven ihre Versorgung erhalten, und in dieser Beziehung möchte ich meine früheren Angaben erweitern. Der verschiedenen Herkunft der specifischen Sinnesnerven entsprechend müssen wir den Hautsinn bei wasserlebenden Thieren für sehr differenzirt halten. Die Qualität der Empfindlichkeit

ist in den verschiedenen Organen offenbar nicht die gleiche. In der unmittelbaren Umgebung der specifischen Sinneszellen haben sich die anschließenden Epidermiszellen zu Schutzzellen umgebildet. Sie schließen das Gebilde gegen die Epidermis ab. Man hat verschiedene Formen von Schutzzellen unterschieden. Naturgemäß erscheint es, Stütz- und Deckzellen zu trennen. Erstere erstrecken sich als lange spindelförmige oder fadenförmige Gebilde durch die ganze Dicke der Epidermis, hüllen die Sinneszellen direkt ein: an diese Stützzellen schließen sich die abgeplatteten Deckzellen an, welche bei vielschichtiger Epidermis zu mehreren über einander in einfacher Schicht nachweisbar sind. Auf letztere folgen dann die gewöhnlichen Epidermiszellen.

Unter diesem epidermoidalen Gebilde zeigt in allen Fällen das Corium früher oder später Wucherungserscheinungen. Es liegen hier Gruppen von rundlichen Zellen und es sind derbere Bindegewebsfasern entwickelt. In den meisten Fällen lässt sich auch eine reichlichere Vascularisirung dieses Theiles der Lederhaut nachweisen. Es wurde dies Verhalten schon von Merkel beobachtet und geschildert und eben so habe ich in meiner genannten Arbeit solche Befunde z. B. bei der Forelle beschrieben und abgebildet (l. c. Taf. XXIV Fig. 23). Es betheiligt sich also stets bei dem Aufbau des epidermoidalen Sinnesorgans auch das unterliegende Corium in Form einer lokalen Wucherung. Eine solche hat aber nicht die Bedeutung einer primären Coriumpapille, sondern ist als eine Einrichtung sekundärer Art lediglich im Dienste des auflagernden Epidermisgebildes aufzufassen. Durch dieselbe wird dem letzteren eine festere Grundlage und vor Allem eine günstigere Ernährung geboten.

Die erste Anlage einer solchen Sinnesknospe ist stets eine circumscripte Vergrößerung der tiefsten Zellen der Epidermis (Forelle und Tritonlarve vgl. Fig. 23 und 26 meiner Abhandlung). In der ersten Anlage stellt sich demnach eine solche Hautsinnesknospe genau so dar, wie eine Haaranlage. Dies könnte nun einfach eine Konvergenzerscheinung sein. Als solche würde ich es auch ohne Anstand auffassen, wenn eben nicht die Weiterbildung, welche das Organ erfährt, bei dem Übergang zum Luftleben eine derartige wäre, dass eine bis ins Einzelne gehende Übereinstimmung mit den verschiedenen bekannten Theilen eines Haares mit seinen Scheiden sich ergiebt. Man darf freilich nicht erwarten, dass nun eine solche

Sinnesknospe zu einem Haare auswächst: das habe ich auch nicht behauptet, aber es sind alle Theile des Haares in einfachster Weise vorgebildet, so dass man leicht versteht, auf welchem Wege es zur Bildung eines Haares kam.

Schon bei Fischen kommt es im Wasserleben zur Tieflagerung der Hautsinnesorgane in verschiedener Weise, worauf ich hier nicht eingehe. Dagegen sahen wir, dass bei Amphibien die Sinnesknospen und Endhügel, so lange die Larven im Wasser leben, oberflächlich in der Epidermis sitzen. Wenn die Thiere aufs Land gehen, erleiden diese Organe entweder eine völlige Rückbildung oder aber sie senken sich in die Tiefe, in die Lederhaut und bilden dabei einen Knospenfollikel. Durch dieses Einsenken in die Tiefe kommen die Sinneszellen in eine geschützte Lage gegen den Einfluss der Luft. Dieser Schutz wird erhöht durch beträchtliche Wucherung der Stützzellen, welche einen dicken konischen, oft über das Niveau der Oberhaut vorspringenden Zapfen bilden. Dieser Zapfen zeigt im Centrum stets einen feinen Kanal, in dessen Grund die Sinneszellen liegen. Um die Stützzellen liegt die einfache Lage von Deckzellen und um diese ein Theil der mit in die Tiefe gesenkten Epidermis, die ebenfalls mit freiem Rande um den oberen Rand der Stütz- und Deckzellen endigt. Es besteht auf diese Weise in der Tiefe der Epidermiseinsenkung, welche die Sinnesknospe birgt, ein kleiner Krater, dessen centraler Kanal zu den Sinneszellen in die Tiefe führt. Seine Masse wird gebildet zu innerst von den Stützzellen in mehrfachen Lagen. Dann folgt die einfache Lage Deckzellen und um letztere die indifferente Epidermis. Zunächst an die Deckzellen schließen noch nicht verhornte Zellen an, auf diese folgen verhornte Zellen, die oberflächlichste Epidermislage, welche die abschüssige Oberfläche des Kraters bilden. An der Basis des Kraters biegt diese Lage nun auf die aufsteigende Oberfläche der Epidermis um, welche dann glatt in die freie Oberfläche der Haut übergeht. Diese Verhältnisse sind auf der Textfigur 1 pag. 790 meiner Abhandlung dargestellt. In der Umgebung der die Sinnesknospe bergenden Epidermiseinsenkung hat sich das Bindegewebe zu einer Balgscheide differenzirt. An derselben lassen sich bei Triton cristatus und Cryptobranchus ringförmig- und längsverlaufende Fasern unterscheiden. Am Grunde des Knospenfollikels findet sich bei den letztgenannten Formen eine deutliche Lederhautpapille, in welcher eine Capillarschlinge liegt und durch welche der specifische Sinnesnerv (der primäre Nerv) zu den Sinneszellen tritt. Außer

diesem specifischen Sinnesnerven treten seitlich sensible Hautnerven (sekundäre Nerven) zu dem Epithel des Knospenfollikels.

Vergleichen wir diesen Befund mit dem Bau eines Säugethierhaares, so finden wir alle Theile in einfachster Weise vorgebildet. Die Sinneszellen degeneriren und mit ihnen ihr primärer specifischer Nerv. Desshalb ist die Haarpapille nervenlos und im Centrum des Haarschaftes liegt das Mark, aus unvollkommen verhornten Zellen bestehend oder durch einen Kanal vertreten. Die Stützzellen, welche schon bei Amphibienlarven Pigment in ihrem Zellenkörper erkennen lassen, nach der Metamorphose Verhornungserscheinungen zeigen, liefern mächtiger wuchernd die Grundlage für die Rinde des Haarschaftes. In den anschließenden Deckzellen ist das Haaroberhäutchen in einfachster Form vorgebildet. Darum folgt die eingesenkte Epidermis, welche sowohl die innere Wurzelscheide mit Henle'scher und Huxley'scher Schicht und freiem Rande angedeutet zeigt als auch die äußere Wurzelscheide erkennen lässt, welche allein in die Epidermis der äußeren Haut übergeht. Die Papille des Haares hat rein ernährende Bedeutung, sie enthält ausschließlich die Gefäßschlinge. Der nervöse Apparat des Sinneshaares ist vorgebildet in den seitlich zum Epithel des Knospenfollikels tretenden sensiblen (sekundären) Nerven. Sogar die Blutsinus, welche sich um die Follikel der großen Tasthaare bilden, sind angedeutet in ringförmigen Gefäßen, welche sich bei Knospenfollikeln von Cryptobranchus nachweisen lassen.

Mit der Umbildung eines Hautsinnesorgans zum Haar ist ein Funktionswechsel verknüpft. Darüber verweise ich auf meine frühere Arbeit.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung erhellt, dass ich die Ableitung des einzelnen Haares aus einem Hautsinnesorgane weder auf die Entwicklung, noch auf das Verhalten der Nerven oder der Papille, noch auch auf den Bau der Wurzelscheiden oder des Haarschaftes stütze, sondern dass alle diese Verhältnisse in ihrem Zusammenwirken die Begründung meiner Auffassung liefern. Jede einzelne Erscheinung für sich genommen kann als Konvergenzerscheinung gedeutet werden und so jede Bedeutung für die Vergleichung verlieren. Wer aber unbefangen alle die einzelnen Thatsachen in ihrer natürlichen Folge an einander reiht, wird zugeben müssen, dass die Vergleichung in allen Stadien eine lückenlose Übereinstimmung darbietet. Die phy-

logenetische Ableitung des Haares als einzelnes Organ aus einem Hautsinnesorgane erscheint mir demnach als vollkommen erwiesen. Es sind in der Sinnesknospe alle Theile des Haares in einfacher Weise vorgebildet, und die übereinstimmende Entwicklungsweise erhält dadurch ebenfalls ihren Werth. Ein entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch klarerer Beweis ist überhaupt nicht zu führen, wenn man nicht verlangt, dass gezeigt wird, wie gelegentlich bei einem Amphibium eine Sinnesknospe zum Haar auswüchse. Dieser Beweis wird wohl nie zu erbringen sein, ich halte ihn aber auch für ganz überflüssig.

Ich habe oben schon darauf hingewiesen, dass ich im Bau und in der Entwicklung des Einzelorgans die wesentlichen Momente der Vergleichung suchte. Alle übrigen Verhältnisse treten dagegen in zweite Linie zurück. Dazu gehört vor Allem die Vertheilung der Haare auf den ganzen Körper. Die Anordnung einer Art von Haaren, die der Tasthaare am Kopf, kann man leicht in Zusammenhang bringen mit der Anordnung der Sinnesorgane am Kopf der niederen Wirbelthiere. Wie diese Übereinstimmung im Verhalten zu den Trigeminusästen aufzufassen ist, habe ich in meiner mehrfach citirten Arbeit ausgeführt (pag. 789 und 796 l. c.). Auf diese eigenthümlichen Verhältnisse, die Haacke schon in systematischer Hinsicht verwerthet hat, gehen weder Meijerle noch Max Weber ein, obgleich sie jedenfalls von großer Bedeutung sind. Auf Schuppen sind sie in ihrer Anordnung wohl auf keinen Fall zu beziehen. In Betreff der Anordnung der Körperhaare finden Meijerle und Weber in meinen Angaben Widersprüche, ich kann solche aber weder in meinen Äußerungen noch in den Citaten, die beide Autoren von meinen Aussagen geben, erkennen. Es war, nachdem die Ableitung des Haares aus einer Sinnesknospe erwiesen war, für mich in zweiter Linie von Bedeutung, die Anordnung der Haare neben den aus den gewonnenen Thatsachen erhaltenen Anschauungen vom einzelnen Organ verständlich zu machen.

Ich habe früher angegeben, dass bei Säugethierhaaren häufig gewisse Reihenbildungen in der Anordnung erkennbar sind und dass ich dieselben auffasse als Reste der regelmäßigen Anordnung der Hautsinnesorgane bei Amphibien, ich hätte sagen können der niederen Wirbelthiere überhaupt. Diese Auffassung beruht darauf, dass eben am Kopf die Tasthaare in Reihen angeordnet sind, welche mit den Reihen der Hautsinnesorgane übereinstimmen. Wenn am

Kopf solche Übereinstimmung besteht, so wird man auch etwaige Reihenbildung am Rumpf mit ähnlichen Reihenanordnungen von Hautsinnesorganen am Rumpfe niederer Wirbelthiere vergleichen können. Ich sagte ferner, dass die Haare gleichmäßiger über den ganzen Körper verbreitet seien, als die in konstanten Reihen und Fluren auf dem Körper angeordneten Federn der Vögel, dass sie zwar auch zuweilen Reihen bilden, dass ich solche aber nicht auf die Anordnung der Federn und Reptilienschuppen beziehe. Dies thue ich aus dem einfachen Grunde nicht, weil nach meinen obigen Ausführungen die Haare als Organ nicht mit Schuppe und Feder, sondern mit den Hautsinnesorganen der niederen Wirbelthiere homolog sind. Wenn bei letzteren ebenfalls Reihenanordnung nachweisbar ist, so erscheint es naturgemäß, die Haarreihen mit dieser und nicht mit der Anordnung der Schuppen und Federn zu vergleichen.

Ich sagte weiterhin, dass die Reihen der Hautsinnesorgane bei Amphibien sich auflösen, undeutlich werden, dass aber an den Gruppen von Organen noch die Andeutung von Reihenbildungen erkennbar sei. In all diesen Angaben sehe ich keine Widersprüche, was ich besonders hervorhebe, da Weber im Anschluss an diese Citate sagt, er wolle mich nicht mit geringfügigen Widersprüchen fassen. Ich halte es im Interesse der Sache für sehr wichtig, dass alle solche Verhältnisse klar gelegt werden und bin in diesem Sinne dankbar für jede Anregung, die einen dazu bringt, der Sache in einer Richtung weiter nachzugehen, die vorher nur andeutungsweise berührt wurde. Dazu ist außer Weber's früheren Ausführungen nun auch in Meijerle's Untersuchungen ein reiches Material geliefert worden. Alle diese Befunde zeigen aber klar, dass die Beziehung des Haares zur Schuppe immer eine rein topographische ist, wie ich es auch wiederholt ausdrücklich hervorgehoben habe. Aus solchen Beziehungen wird man daher auch niemals die Phylogenie des Haares verständlich machen können. Das geben auch Weber sowohl wie Meijerle zu. Daraus ergiebt sich schon, dass die Fragen, welche die beiden Forscher sich vorgelegt haben, grundverschieden sind von dem, was ich behandelt habe. — Was nun die Gruppenstellung der Haare betrifft, über die uns Meijerle ausführlich berichtet hat, so ist zunächst zu betonen, dass diese nach Meijerle's Angabe ungemein verschieden ist. Bei vielen Formen fehlt sie, wie z. B. auch beim Menschen an vielen Körpergegenden. Meijerle geht aus von einer Gruppe von drei Haaren, an welche sich dann Gruppen von mehreren Haaren anschließen. Dabei bleibt

häufig ein stärkeres Mittelhaar erkennbar. Die Gruppen stehen meist in alternirenden Reihen und dies glaubt Weber nur so erklären zu können, dass hierin eine Andeutung gegeben sei, dass einmal Schuppen bestanden, nach welchen die Haare sich in ihrer Anordnung richteten. Nach Schwund der Schuppen behielten die Haare die gewonnene Anordnung bei. Weber sagt aber auch, dass die Haare aus Schuppen oder schuppenartigen Gebilden sich entwickelten, und zwar liege dieser Schluss auf der Hand, weil die Schuppen primitivere Einrichtungen des Integumentes seien, welche die unter den Vögeln und Säugethieren stehenden Reptilien charakterisirte. Nach meinen Befunden haben weder genetisch noch im ausgewachsenen Zustand Schuppen und Haare irgend etwas mit einander gemein. Die Hautsinnesorgane, aus welchen ich die Haare ableiten muss, sind viel ältere und verbreitetere Einrichtungen des Integumentes als die Schuppen.

Es bleibt nun noch als ganz wesentlich hervorzuheben, dass bei den Hautsinnesorganen sämmtlicher niederen Wirbelthiere, mögen diese Schuppen tragen oder nicht, die Tendenz besteht, Gruppen zu bilden. Bei diesen Gruppen zeigt sich besonders bei Knochenfischen, dass die Dreizahl der Organe auf einer Schuppe eine gewisse Rolle spielt. Bei einer Barbe z. B. fand ich, dass in der Gegend der Seitenlinie jede Schuppe drei gleich große, im Dreieck stehende Endhügel trug. Hierbei kommen aber sehr interessante Abweichungen vor. Die Organe saßen mitten auf der Schuppe. Eines war gegen den konvexen Schuppenrand zu gelegen, die zwei anderen näher der Schuppenbasis angeordnet. Die beiden letzteren waren nun häufig, entweder nur das eine oder beide durch eine größere Anzahl kleinerer Organe ersetzt. Man kann das so ausdrücken, dass ein solches Organ sich in eine quere Reihe mehrerer solcher aufgelöst hat. Es saß somit auf einer Schuppe eine Gruppe von Sinnesorganen, welche eine quere Reihe darstellte und über diesen stand noch ein großes Sinnesorgan.

Auch bei Amphibien besteht die Tendenz der Gruppenbildung bei den Hautsinnesorganen. Schon Malbranc u. A. haben beschrieben, wie sechs und mehr Endhügel in kleinen queren oder längsverlaufenden Reihen angeordnet sind. Ich kann dem meine Beobachtungen an Cryptobranchus beifügen, wo auf einer Hautwarze fünf, sechs und mehr Endhügel unregelmäßig oder als Reihe angeordnet sind. Sehr schön fand ich ferner eine charakteristische Anordnung bei einer afrikanischen Kröte: Dactylethra. Dort sind

die drei typischen Längsreihen am Körper zu unterscheiden, eben so bestehen am Kopf die Reihen in bekannter Anordnung. Es sind aber nicht Reihen einzelner Organe, sondern Reihen äußerst regelmäßiger Gruppen von Organen, die hier weder auf Schuppen noch auf Hautwarzen aufsitzen, sondern in der glatten Haut liegen. Die Gruppen bilden stets abwechselnd Quer- und Längsreihen von fünf bis zehn Organen, und alle diese Gruppen sind wieder in regelmäßigen Reihen angeordnet. Es liegt mir fern, die Anordnung der Sinnesorgane bei Fischen und Amphibien direkt auf die Anordnung der Haare bei Säugethieren zu beziehen. Das Haarkleid hat sich innerhalb der Säugethiere seine specielle Vertheilung eben so ausgebildet, wie es sich als einzelnes Organ aus dem Hautsinnesorgan in ganz charakteristischer Weise bildete. Die morphologische Grundlage allein war geboten.

Zwei Punkte sind in Betreff der Anordnung aber hervorzuheben. Erstens ist, wenn Haare mit Schuppen zusammenkommen, eben so wie wenn Hautsinnesorgane mit Schuppen zusammenkommen, ihre Beziehung stets nur eine topographische, und zweitens können sich bei Hautsinnesorganen Gruppenstellungen auch unabhängig von Schuppen ausbilden, wie durch Amphibien bewiesen wird.

Es ist demnach sehr wohl denkbar, dass mit dem Übergang der Hautsinnesorgane zu Haaren sich gleichzeitig auch eine regelmäßige Anordnung ausgebildet hat. Ob dabei Schuppen eine Rolle spielen, habe ich hier nicht zu entscheiden, für nothwendig zur Erklärung der Gruppenstellung der Haare halte ich es nicht. Anders ist es freilich, wenn diese Gruppen in alternirenden Reihen angeordnet sind, und hier erhalten meine Befunde und Ausführungen Fühlung mit den von Weber angeregten Fragen. Es ist sehr wohl möglich, dass die Ausbildung des Haarkleides durch Schuppen beeinflusst wurde. Das bestehende Schuppenkleid braucht aber nicht nothwendig von Reptilien übernommen zu sein; wir kennen auch fossile schuppentragende Amphibien. Ferner scheint mir die Annahme, dass bei allen Säugethieren die Anordnung der Haargruppen auf früher vorhandene Schuppen bezogen werden müsste, völlig willkürlich und auch durch die Angaben Meijerle's in keiner Weise bewiesen.

Jedenfalls möchte ich betonen, dass die Frage, die ich mir vorlegte, nach der Phylogenie der Haare als Organe durch die Ausführungen Weber's nicht in anderer Weise erledigt wird. Die Ableitung eines Haares von einer Schuppe halte ich für ausgeschlossen,

dagegen seine Heranbildung aus Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere für erwiesen. Damit ist die phylogenetische Entstehung des Haares klar. Dass sich im Einzelnen noch Manches ergeben wird, wodurch Modifikationen in der Beurtheilung des Haarkleides veranlasst werden, halte ich für selbstverständlich. Hierzu muss vor Allem noch genauer die specielle Vertheilung der Hautsinnesorgane bei niederen Wirbelthieren untersucht werden, und eben so sind im Haarkleid noch viele Verhältnisse klarzustellen. Dies Alles kann aber nicht den Kernpunkt der Frage betreffen, den ich im Wesentlichen für erledigt halte.

Heidelberg, Juni 1893.

Über Marsupialrudimente bei Placentaliern.

Von

Dr. Hermann Klaatsch,

Privatdocent in Heidelberg.

Mit 2 Figuren im Text.

In der Geschichte des Säugethierstammes stellt die Herkunft der Placentalier von niederen Formen eines der wichtigsten und gegenwärtig am meisten im Vordergrund des Interesses stehenden Probleme dar[1]. Dies Problem gipfelt in der Frage, ob die Placentalsäugethiere ein Marsupialstadium durchliefen oder nicht. Bei ihrer Beantwortung wird man in erster Linie mit den Mammarorganen selbst zu rechnen haben. Indem ich die Beziehungen des Marsupiums zur Mammartasche[2] aufdeckte und ersteres als eine von der letzteren herzuleitende Bildung zeigte, gewann ich eine Handhabe, um aus dem Schicksal der Mammartasche beim Aufbau der Zitze für die Placentalier im Einzelnen nachzuweisen, ob sie ein Marsupialstadium durchlaufen haben oder nicht. Wo die Mammartasche intakt bestehen blieb — wie bei vielen Hufthieren — konnte ich den direkten Anschluss dieser Formen an ganz niedere Zustände wahrscheinlich machen und jedenfalls schließen[3], dass solche Hufthiere »eine Beutelbildung, wie wir sie bei den jetzt lebenden Marsupialiern direkt in ihrem Werden verfolgen können, nicht besessen haben werden«. Damit war aber zugleich für alle anderen Säugethiere, bei welchen, wie ich früher gezeigt habe, die »sekundäre« Zitze sich bildet, indem der Cutiswall gar keinen oder nur einen relativ geringen Antheil an ihrer Bildung hat, der Schluss gegeben, dass dieselben ein Marsupialstadium durchlaufen haben. Ich habe damals diese Frage nur gestreift und bin nicht

[1] Vgl. W. Kükenthal, Über die Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes. Biol. Centralblatt. Bd. XII. 1892.

[2] Klaatsch, Über die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII.

[3] Klaatsch, Über Mammartaschen bei erwachsenen Hufthieren. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

näher auf die Perspektive eingegangen, welche sich von dem neuen Gesichtspunkte aus eröffnet. Wird doch damit die Möglichkeit gegeben, die mannigfachen Abstufungen, die ich in den verschiedenen Abtheilungen der Säugethiere bezüglich des Antheils der Mammartasche am Aufbau der Zitze nachgewiesen habe, auf Verschiedenheiten der Marsupialperiode zu beziehen, welche die betreffenden Formen durchlaufen haben.

Was das Marsupium selbst betrifft, so war damit für dieses auf indirektem Wege seine einstige Existenz bei vielen höheren Placentaliern erwiesen, aber es fehlte ein direkter Nachweis für dieselbe. Besteht meine Ansicht zu Recht, so kann man wohl erwarten, dass Rudimente von Marsupialbildungen bei höheren Placentaliern sich finden. An solchen positiven Zeugnissen fehlt es jedoch noch heute fast gänzlich. Der Erste, welcher ein solches zu erbringen suchte, war Malkmus[1]. Ich selbst jedoch musste dessen Vorgehen als falsch zurückweisen. Was er als rudimentäre Beuteltasche beim Schaf beschrieben hatte, wies ich als etwas Anderes, als eine Mammartasche nach. Abgesehen von einem kurzen Hinweis, den ich in meiner Descensusarbeit[2] über den rudimentären Beutelbezirk beim Hunde gegeben habe, hat nur Ruge[3] sich mit dieser Frage beschäftigt. Bei Prosimiern (Nycticebus javanicus, Loris gracilis) fand er Faltenbildungen und eigenthümlich modificirte Strecken der Bauchhaut, die er auf »Marsupialreste« bezieht. Seine Mittheilungen sind jedoch nur gelegentliche und vorläufige, und es wäre sehr werthvoll, wenn er seinem Hinweis darauf, »dass deutliche ‚Marsupialreste' bei vielen Affen und anderen Ordnungen angetroffen wurden«, die genauere Ausführung folgen ließe.

Das Suchen nach Marsupialrudimenten bei höheren Placentaliern wird nur dann von Erfolg begleitet sein, wenn man sich vollständig klar darüber ist, was in dieser Beziehung erwartet werden darf, und wenn man sich vergegenwärtigt, welches Bild etwa solche Beutelreste darbieten werden. Auch dürfen die Kriterien nicht aus dem Auge gelassen werden, welche für die Marsupialnatur der betreffenden Bildung als beweisend zu gelten haben.

Vor Allem wird man sich von einer allzu engen Anlehnung an die Vorstellung vom Beutel frei zu machen haben, wie sie uns durch die jetzt

---

[1] Malkmus, Die rudimentäre Beuteltasche des Schafs. Erlangen 1887.

[2] Klaatsch, Über den Descensus testiculorum. Morphol. Jahrbuch. XVI.

[3] G. Ruge, Der Verkürzungsprocess am Rumpfe der Halbaffen. Morphol. Jahrbuch. XVIII.

noch lebenden australischen Marsupialier und Didelphys gegeben wurde. Wie lange auch immer die Marsupialperiode eines der höheren Placentalier dauerte, so wird diese Zeit hinter der bei den echten Marsupialiern zurückbleiben, und damit versteht es sich von selbst, dass die Specialisirung des ganzen Apparates nicht auf die gleiche Höhe wie bei letzteren Formen getrieben wurde. Ich muss KÜKENTHAL vollständig Recht geben, wenn er die jetzt lebenden Beutelthiere als die Ausläufer eines neben den Placentaliern selbständig sich entfaltenden Zweiges hinstellt, und ich habe gelegentlich des Descensus testiculorum gezeigt, dass die Marsupialier, sehr niedrige Zustände beibehaltend, in diesen selbst eine ganz einseitige Fortentwicklung erfahren.

Man wird unter den Marsupialiern diejenigen Zustände ins Auge zu fassen haben, welche sich innerhalb der Reihe als die primitivsten offenbaren, und von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt mein Phalangistabefund, wo Beutel und Mammartasche noch streckenweise vereint sind, erhöhte Bedeutung. Diese lokale und genetische Beziehung der Beutelfalten zu den einzelnen Mammarbezirken, wie sie durch je eine Mammartasche resp. je eine Zitze gegeben sind, darf nicht aus dem Auge verloren werden. Wir sehen dieselbe bei den Beutelthieren selbst bewahrt und finden da, wo eine größere Anzahl von Mammarbezirken sich bildet, dieselben fast stets in geringer Entfernung nach innen von der Beutelfalte gelegen. Man kann sich bei allen australischen Beutelthieren von einer solchen regelmäßigen und paarigen Anordnung der Mammarbezirke überzeugen. Auch wo die Zahl derselben eine beträchtliche wird, wie bei vielen Didelphys, tritt die Erscheinung deutlich hervor (Textfigur 1), nur mit einer kleinen Abweichung, in so fern ein Mammarbezirk in die Mitte gerückt erscheint. Dass hier eine ganz sekundäre Verlagerung vorliegt, ergiebt sich schon aus der Beschränkung dieser Erscheinung auf die, auch in so vielen anderen Punkten eigenartig entwickelten amerikanischen Beutler und ihr Fehlen bei den primitiveren australischen Formen.

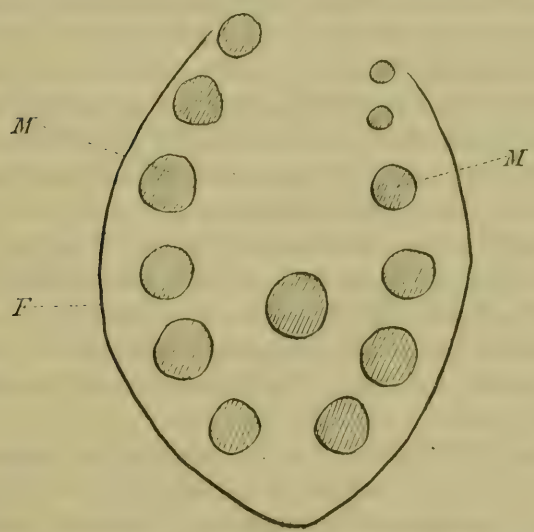
Wie am vollständig entwickelten Beutel verschiedene Theile zu unterscheiden sind, so wird auch bei eventuellen Resten auf solche zu achten sein, und es muss die Möglichkeit offen bleiben, dass nach Schwund *eines* Theiles andere für sich fortbestehen.

Am Beutel unterscheidet man die *Falten*, welche in ursprünglich paariger Anordnung zur unpaaren zusammenfließen, und das von diesen umschlossene Integumentalfeld, welches ich fortan den *Beutelbezirk* nennen werde.

Die Beutelfalten, welche schon bei den Beutelthieren sehr variabel

sind, sowohl nach den verschiedenen Thierarten als nach dem jeweiligen Zustand der Funktion des Beutels, werden, falls sie in Resten auftreten, keineswegs eine sehr beträchtliche Bildung darzustellen brauchen, auch ist die mediane Vereinigung der ursprünglich paarigen Bildung durchaus nicht immer zu erwarten. Es werden daher als rudimentäre Beutelfalten alle solche Erhebungen der Bauchhaut zu beurtheilen sein, welche nach außen von den Mammarbezirken gelegen, zu diesen eine bestimmte Lagebeziehung verrathen. Denkt man an den Phalangistabefund, so wird auch eine direkte Anlagerung der Mammarbezirke an die Marsupialfalte zugelassen werden und gerade als ein vortreffliches Argument für die Deutung einer Erhebung in diesem Sinne gelten müssen.

Fig. 1.



Schema der Anordnung der Beutelfalten (*F*) und der Mammarbezirke (*M*) bei einem 4 cm langen Didelphys aurita.

Lässt sich außerdem noch ein Marsupialbezirk nach innen von den Falten darthun, so erhebt sich die Sicherheit der Deutung einer solchen Bildung als Beutelrest über jeden Zweifel.

Es ist aber auch denkbar, dass der Beutelbezirk fortbesteht, ohne dass diskrete Faltenbildungen ihn umgrenzen. In solchem Falle wird die Verschiedenheit der Haut in der Umgebung der Mammarbezirke vom umgebenden Integument ausschlaggebend sein. Wie bei den Beutelthieren selbst, so wird auch der rudimentäre Beutelbezirk durch dünnere Behaarung, durch geringere Dicke der Epidermis, durch lockere

Beschaffenheit der Lederhaut, eventuell auch durch den Besitz glatter Muskelzellen charakterisirt sein, wozu die Lagebeziehung zu den Mammarbezirken als ausschlaggebend hinzukommt. Hier muss man sich freilich hüten, in jedem haarlosen Bezirk in der Nähe der Milchdrüsen einen Beutelrest zu vermuthen. Kommen doch zur Zeit der Gravidität sekundär Veränderungen derart in der Nähe der Milchdrüsen vor, und es werden daher nur jugendliche oder nicht gravide Thiere als Untersuchungsmaterial heranzuziehen sein.

Fernerhin wird man sich klar zu machen haben, an welchen Stellen Beutelreste zu erwarten sind. Den Fingerzeig geben hier die Mammarbezirke, und wie diese in ihrer Lage variabel sind, so wird auch ein Beutelrest an keinen bestimmten Punkt der Bauchhaut gebannt sein.

Der ursprüngliche Zustand ist jedenfalls gegeben durch die Lage der Mammarbezirke im distalen Theil der Bauchhaut. Dieses Verhalten wird bei den Hufthieren und bei vielen höheren Placentaliern, z. B. manchen Carnivoren, Insectivoren, Nagern u. a. beibehalten. Von hier aus haben die Mammarbezirke sich allmählich kopfwärts ausgedehnt, sie haben die Brustregion occupirt, indem sie oft daneben den alten Ort beibehielten. Bei Hunden kann man sich leicht nach der Geburt von dieser Verschiebung überzeugen und die Prosimier bieten alle Stadien einer solchen Verlagerung und der allmählichen Rückbildung der inguinalen Mammarbezirke unter Fortbestehen der thorakalen. Wie mannigfaltig diese Lageveränderung sich gestalten kann, zeigen die Nager (Lepus), bei denen die Mammarbezirke gegen den Oberschenkel hin rücken.

Mit dieser Modifikation der Mammarbezirke werden auch die Beutelreste verschoben werden, sie werden gleichsam von den ersteren auf ihrer Wanderung mitgenommen. Wir dürfen uns daher nicht wundern, falls im Bereich des Thorax Beutelfalten sich finden sollten.

Als Objekte für das Suchen nach Marsupialresten kommen einmal die erwachsenen Formen in Betracht, sodann bietet die Embryologie hier ein weites Feld für Nachforschungen. Bei den Embryonen kann man fragen, welche Periode der Ontogenese am meisten Erfolg verspricht für positive Resultate. Hierauf lässt sich a priori keine bestimmte Antwort geben, denn bei rudimentären Organen ist in dieser Beziehung ein weiter Spielraum geboten. Wenn man aber bedenkt, wie überaus wichtige Organe die Milchdrüsen sind, so wird die frühe Anlage derselben nicht wunderbar erscheinen, und da der Beutel sicher in die älteste Vorgeschichte der Mammarorgane gehört, so wird man

gerade auf die ersten Stadien derselben die Aufmerksamkeit zu richten haben. Dass bei solchen frühen ontogenetischen Objekten nicht Alles wie beim erwachsenen Thier, namentlich bezüglich des zelligen Aufbaues der Theile erwartet werden darf, liegt auf der Hand; was für andere Organe darin gilt, findet auch hier Anwendung, und da es sich um rudimentäre Bildungen handelt, so wird man nicht mächtige Faltenbildungen der Lederhaut bei jungen Embryonen erwarten dürfen.

Nachdem so die Grundlage gewonnen ist, von der aus die Erkenntnis von Marsupialresten allein möglich ist, wende ich mich zur Prüfung des Thatbestandes, der sich hierfür bietet. Zuerst sollen erwachsene Zustände behandelt und sodann gefragt werden, ob die Embryologie einen Beitrag zum vorliegenden Problem zu liefern vermag.

Dass bei erwachsenen Formen sich mehr und mehr solche Befunde werden ermitteln lassen, halte ich für sehr wahrscheinlich. Zu dieser Annahme ermuthigt nicht nur der Hinweis Ruge's auf seine bisher nicht publicirten Wahrnehmungen, auch eigene Beobachtungen gestatten mir, Einiges zur Kenntnis der Marsupialrudimente beizutragen.

Ein besonders günstiges Feld scheinen mir die Carnivoren darzubieten, wenigstens bezüglich der Erhaltung eines Marsupialbezirkes.

In erster Linie erinnere ich hier an den Zustand beim Hunde, den ich in meiner Descensusarbeit (pag. 41) beschrieb: »Die Befunde der weiblichen Carnivoren lassen sich denen der Marsupialier direkt anreihen. Schon die äußere Beschaffenheit der Bauchhaut verräth Anklänge an die Beutelthiere. Bei jungen Hunden stehen die Milchdrüsen viel weiter nach hinten und einander mehr genähert als bei alten Thieren. Der Bezirk, welcher die Zitzen trägt, hebt sich stets durch dünnere Behaarung, häufig auch durch hellere Färbung von der umgebenden Haut ab, und lässt die der Innenfläche des Beutels entsprechende Partie wiedererkennen. Der Bauchhautmuskel zeigt beim Hunde noch Reste des Sphincter marsupii, welche bei Felis und Meles gänzlich geschwunden sind.«

Ganz ähnliche Befunde habe ich neuerdings bei Galictis erzielt. Bei Galictis barbera stehen jederseits vier, bei Galictis vittata jederseits drei Zitzen auf einem hellen, dünnbehaarten Felde, das, gänzlich auf die Inguinalregion beschränkt, in seinem hinteren Theile unpaar ist, während von da aus sich jederseits ein Zipfel gleich beschaffener Haut neben der behaarten Medianlinie nach vorn hin aus-

dehnt. Hier bleibt also bei vollständig erwachsenen Carnivoren ein Beutelzustand erhalten, der lediglich durch das Fehlen der Falten sich von dem der »Marsupialier« unterscheidet.

Auf Prosimier beziehen sich Ruge's Befunde. Bei Nycticebus tardigradus fand er »das Integument des Abdomens ausgezeichnet durch den Besitz einer circumscripten, aber ziemlich ausgedehnten unbehaarten Stelle«. An zwei Exemplaren »erschien die unbehaarte, in querer Richtung bogenförmig angeordnete Integumentalstrecke als eine leichte, aber doch sehr deutliche Vertiefung. Sie bestand demnach als eine Furche, welche je von einem circumscripten proximalen und distalen Walle begrenzt war, auf welche das distale Haarkleid des Körpers sich fortsetzte« (pag. 321). Bei einem dritten Exemplar fand Ruge Reste der »Integumentalstreifen« — an der Seitenfläche des Abdomens, links deutlicher als rechts, in der Höhe der Darmbeincrista. Ähnliches fiel ihm bei Loris gracilis auf. Leider fehlt bei diesen wichtigen Befunden eine Angabe über das Verhalten der Mammarbezirke zu den Falten. Erst nach Ausfüllung dieser Lücke kann eine genauere Verwerthung derselben vorgenommen werden.

Mir selbst sind in neuerer Zeit bei mehreren Exemplaren von Lemur catta Befunde begegnet, die ohne Zweifel hierher gehören. Am schönsten fand ich die betreffende Bildung bei einem vollständig erwachsenen, etwa 30 cm langen (nicht graviden) Weibchen:

Die Milchdrüsen lagen jederseits, vier an der Zahl, in einer geraden Linie auf der Seite der Brust und des Bauches. Das hinterste Paar gehörte der Inguinalregion an, während das vorderste etwa 4 cm von der Achselhöhle entfernt war.

Die Bauchhaut hebt sich von den seitlichen Theilen durch dünnere Behaarung scharf ab. Von hier aus erstrecken sich zwei Streifen gleicher Beschaffenheit auf die Brust zur Seite einer dichtbehaarten medianen Partie, welche dem Sternum entspricht.

Dieser dünnbehaarte Bezirk ist auf beiden Seiten vom übrigen Integument ganz scharf abgegrenzt durch eine Falte, welche der Längsachse des Körpers parallel unweit der Achselhöhle beginnend bis zur Inguinalregion zieht. Sie hat eine ganz bestimmte Lagebeziehung zu den Mammarbezirken, indem sie einer durch diese gezogenen Linie genau parallel verläuft und überall etwa 1 cm von den Milchdrüsen absteht. Dass wir es hier mit einer wirklichen Faltenbildung zu thun haben, ergiebt sich beim Anspannen der Haut, welches die Falte nicht verschwinden lässt. Auf Durchschnitten lassen sich noch Einzelheiten ihres Verhaltens wahrnehmen. Die Haut steigt von der

Seite des Körpers her allmählich an bis zur Höhe der Falte; von da aus nach innen fällt sie steil gegen die Milchdrüsen zu ab. Bis zur Höhe der Falte reicht die gewöhnliche Behaarung des Körpers. Wie mikroskopische Schnitte lehren, bedeckt ein dichtes Wollhaar den äußeren Abhang der Falte. Vier bis fünf Haare entsteigen auf dem Durchschnitt einer gemeinsamen Vertiefung. Sowie man die Höhe erreicht, ändern sich diese Verhältnisse. Die Behaarung wird ganz dünn und spärlich. Mit bloßem Auge erkennt man die kleinen Haargruppen als Punkte, die relativ weit von einander abstehen und der mikroskopische Befund zeigt dieselben als sehr schwach entwickelte Gebilde. Auch noch in anderen Punkten vervollständigt das mikroskopische Bild den Eindruck der beträchtlichen Verschiedenheit des Integuments nach außen und nach innen von der Falte. Die Epidermis ist am äußeren Abhang der Falte ziemlich dick, man sieht auf dem Durchschnitt etwa 10—12 Reihen von Kernen über einander und der verhornte Theil ist gut entwickelt. Dies ändert sich mit einem Schlage, sowie man die Höhe der Falte passirt. Die Zelllagen der Epidermis sind auf die Hälfte reducirt, namentlich nehmen die verhornten Schichten an Mächtigkeit ab. Dessgleichen bietet die Lederhaut Verschiedenheiten dar. Außerhalb der Falte ist sie ziemlich dick und bietet das gewöhnliche Bild des Säugethiercoriums mit dicht einander durchflechtenden Fibrillenzügen. Im Bereich der Falte nimmt die Lederhaut an Dicke zu und bildet so die Unterlage derselben, um nach innen davon sich unvermittelt auf die Hälfte der Dicke zu verringern. Dabei ist an vielen Stellen eine Auflockerung der Faserzüge unverkennbar. Die Haare, welche außen die ganze Dicke der Lederhaut durchsetzen, nehmen innen kaum die Hälfte derselben ein. Die Drüsen hingegen sind nach innen von der Falte stärker entwickelt als außen. Hier begegnet man an den reducirten Haaren ansehnlichen Talgdrüsen und auch an einigen Stellen Schweißdrüsen. Vergeblich suchte ich nach Zügen glatter Muskulatur.

Es zeigt sich, dass die Haut zwischen den Falten in jeder Beziehung zarter beschaffen ist, als das umgebende Integument. Überblicken wir im Ganzen das Bild, welches Lemur catta darbietet, und welches bei zwei anderen Exemplaren in ganz ähnlicher Weise wiederkehrte, so sehen wir, dass bei diesem Prosimier Hautfalten zur Seite des Abdomen existiren, welche durch ihre bestimmte Beziehung zu den Milchdrüsen sich als rudimentäre Beutelfalten offenbaren. In allen einzelnen Punkten wird das theoretische Postulat erfüllt, das ich oben für die Beurtheilung solcher

Bildungen als Marsupialreste aufstellte. Was aber diesen Befund besonders werthvoll macht, ist die gleichzeitige Persistenz des Beutelbezirks und der Marsupialfalten. Die aufgefundenen Unterschiede dieses Bezirks von der umgebenden Haut sind so auffällig, dass sie zur Charakterisirung desselben vollständig hinreichen. Das Fehlen glatter Muskulatur beweist nichts dagegen, da dieselbe nicht einmal im Beutel konstant angetroffen wird.

Nach alledem dürfen wir schließen, das bei erwachsenen Placentaliern Marsupialrudimente mit Sicherheit nachgewiesen sind und es ist zu hoffen, dass sich nunmehr die Aufmerksamkeit der Fachgenossen mehr als bisher diesen Dingen zuwenden wird. Wenn namentlich diejenigen Forscher, welche über seltenes Material an Prosimiern verfügen, hier helfend eingreifen, so wird eine reiche Ausbeute nicht auf sich warten lassen.

Wenden wir uns nun zur Embryologie der Säugethiere, so hat es auf den ersten Blick den Anschein als sei hier kein Feld für die Forschung im angeregten Sinne. Sind doch niemals Beutelreste bei Säugethierembryonen erwähnt worden; und doch lässt sich darthun, dass solche existiren, ja dass sie schon von anderer Seite entdeckt worden sind.

Suchen wir in der embryologischen Litteratur nach Bildungen, die für unsere Zwecke in Frage kommen, so richtet sich naturgemäß der Blick auf eine sehr werthvolle Entdeckung, durch welche neuerdings Oskar Schultze[1] unsere Kenntnisse über die frühesten Stadien der Ontogenese der Mammarorgane bereichert hat. O. Schultze hat gefunden, dass alle früheren Untersucher der Milchdrüsen-Entwicklung ein sehr wichtiges frühes Stadium übersehen haben. Bei Embryonen vom Schwein, ferner von Carnivoren, Nagern und Insectivoren findet O. Schultze die erste Anlage derselben gegeben durch eine kontinuirliche Leiste, welche »von der Wurzel der vorderen noch stummelförmigen Extremität bis zu derjenigen der hinteren bis in die Inguinalfalte hinein« verläuft. Er nennt diese Erhabenheit die »Milchlinie«. Sie besteht aus einer epithelialen Verdickung der Haut. In ihr entstehen durch Lokalisation dieses Verdickungsprocesses die »pri-

[1] Oskar Schultze, Über die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anzeiger. VII. Jahrgang Nr. 9 und 10; ferner derselbe: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen. Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXVI. Nr. 6. 1893.

mitiven Zitzen«, welche ihrerseits den späteren Milchdrüsenanlagen entsprechen. Je mehr diese »Milchpunkte« hervortreten, um so mehr verfallen die sie verbindenden Strecken der Milchlinie einer Reduktion.

Über das Thatsächliche dieser hochinteressanten Befunde, welche O. Schultze durch vortreffliche Abbildungen erläutert hat, kann gar kein Zweifel obwalten. Mir sind dieselben nunmehr auch aus eigener Anschauung bekannt. Kurz vor dem Erscheinen der Schultze'schen Arbeiten fand mein Kollege Maurer gelegentlich seiner Haaruntersuchungen sie zufällig an einem Katzenembryo von 1 cm Länge. Hier sowohl, als an Embryonen von Talpa und vom Schwein finde ich Schultze's Angaben vollkommen bestätigt.

Wie aber steht es mit der Deutung dieser Befunde? O. Schultze geht darauf mit keinem Worte ein, er »hofft« nur »auf die phylogenetische Bedeutung der hier gemachten Mittheilung später zurückzukommen«.

Dass es sich bei einer solchen, verschiedenen Säugethiergruppen gemeinsamen Erscheinung um eine fundamentale Sache handeln muss, liegt auf der Hand. Bei genauerem Zusehen ergeben sich denn auch verschiedene Möglichkeiten der Deutung. Zunächst könnte Jemand die Meinung äußern, es liege in der Entdeckung Schultze's der Beweis dafür, dass das Milchdrüsensystem ursprünglich eine einheitliche Bildung auf jeder Seite dargestellt habe und für einen solchen phylogenetischen Zustand repräsentire der neue Befund die Wiederholung. Diese Auffassung ist berechtigt, sie verweist auf den Zustand, wo jederseits nur ein Mammarorgan bestand, wie bei Monotremen und vielen Marsupialiern. Damit wird aber den Einzelheiten des Befundes nicht Rechnung getragen. Die leistenförmige Ausdehnung der Anlage, die Milchlinie, bleibt unerklärt. Wollte Jemand hierauf Hypothesen gründen — und in der That möchte Wiedersheim[1] neuerdings an das »Lymphsystem« im Bereich der »Linea lateralis« »bei Urodelen« eine Anknüpfung versuchen — so käme er mit den niedersten Zuständen der Mammarorgane bei den Monotremen und Marsupialiern in argen Konflikt. Findet sich doch hier nichts von einer leistenförmigen Anhäufung von Hautdrüsen im Bereich eines Lymphgefäßes. Wenn man sich also darauf beschränkt zu sagen, die Milchlinie sei der Ausdruck für die Entstehung mehrerer Mammarorgane aus einem auf jeder Seite, so kann man dies als be-

[1] R. Wiedersheim, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Dritte Auflage. Jena 1893.

rechtigt anerkennen. Diese Deutung leitet bereits über zu einer anderen, welche die Gemeinsamkeit der Milchpunkte und der Milchlinie ins Auge fasst.

Hier geben die Befunde selbst die beste Handhabe zu den weiteren Schlüssen. Wir müssen zuerst wissen, was denn die Milchpunkte sind. Stellen sie die Milchdrüsenanlage dar, oder gar die Anlage der Zitzen? Dass dies nicht der Fall ist, zeigt O. Schultze deutlich. Die »Milchpunkte« oder »primären Zitzen« sind Epidermiswülste, welche Anfangs frei vorragen, um sich sodann in die Tiefe zu senken. Sie stellen nunmehr jene Bildungen dar, die ich als Mammartaschenanlagen nachgewiesen habe[1]. Sind sie aber im eingesenkten Zustande Mammartaschenanlagen, so sind sie auch im unmittelbar vorhergehenden Stadium nichts Anderes und das Emporragen der »primären Zitzen« ist eine rein ontogenetische Erscheinungsform der Mammartaschenanlage bei höheren Placentaliern. Da nun die Milchlinie mit dem Milchpunkte in kontinuirlichem Zusammenhang steht, so wird man die Milchlinie auch nur mit Bildungen vergleichen können, welche mit den Mammartaschen in Beziehung stehen. Als solche aber ergeben sich ohne Weiteres die Beutelfalten und ich wüsste keine anderen Modifikationen des Integuments, die man da heranziehen wollte.

Wie die Marsupialfalten phylogenetisch nichts Anderes sind als in die Länge ausgewachsene Theile der Mammartaschen, so ist die Milchlinie eine mit den Milchpunkten aufs innigste verbundene ontogenetische Erscheinung. Dass diese embryonale Wiederholung der Marsupialfalte nicht als eine Erhebung der Lederhaut, sondern als eine Epidermisverdickung erscheint, kann eben so wenig, wie bei der Mammartasche selbst, gegen eine solche Ableitung sprechen. Hierbei handelt es sich um rein ontogenetische Modifikationen.

Ich fasse also die »Milchlinie« auf als ein Rudiment des Beutels bei Placentalier-Embryonen und schlage daher vor, sie die Marsupialleiste zu nennen.

Um die Beziehungen der Marsupialleiste zu den Mammartaschenanlagen richtig zu verstehen und auf niedere Formen zurückführen zu können, darf man, wie ich oben betonte, nicht die extremen Stadien der Beutelthierreihe heranziehen, sondern man muss in dieser zu den Anfängen der Beutelbildung herabsteigen. Da bietet eben mein Phalangistabefund den schönsten Ausgangspunkt. Auf Textfigur 2*a* habe

[1] Klaatsch, Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.

ich in schematischer Weise meine frühere Abbildung reproducirt und durch ein schraffirtes Feld den Mammarbezirk dargestellt. Wir brauchen nur uns dies Bild der noch mit der Marsupialfalte verbundenen Mammarbezirke durch eine größere Zahl der letzteren komplicirt zu denken, wobei die alten Beziehungen erhalten bleiben, so gewinnen wir den Zustand der Marsupialleiste bei Placentaliern (Textfigur 2 *b*).

Einen Einwand gegen diese Deutung könnte Jemand aus dem zeitlichen Auftreten der Bildungen bei den Placentalier-Embryonen schöpfen. Es müssten doch erst die Milchpunkte, dann die Milchlinien auftreten, da erstere ja die älteren Bildungen wiederholen. Wie wenig eine solche Verschiebung bedeutet, weiß Jeder, der

Fig. 2.

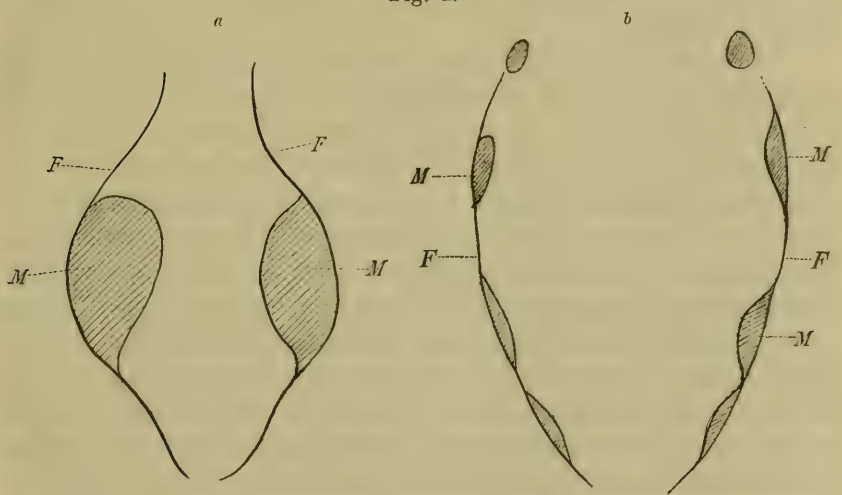


Fig. 2*a*. Schema des Phalangistabeutels, den ich im Morphol. Jahrb., Bd. XVII, pag. 485, abgebildet habe. *F* Beutelfalte. *M* Mammarbezirk (= Mammartasche).

Fig. 2*b*. Schema der »Milchlinie« und »Milchpunkte« eines Placentalierembryos. Die »Milchpunkte« (*M*) entsprechen den Mammarbezirken (Mammartaschenanlagen), die Milchlinie (*F*) entspricht den Beutelfalten.

mit cänogenetischen Erscheinungen und mit der richtigen Werthschätzung embryonaler Vorgänge vertraut ist. Außerdem bliebe auch der Nachweis zu erbringen, ob nicht schon in der scheinbar ganz gleichartigen »Milchlinie« bei ihrem ersten Auftreten die »Milchpunkte« irgend wie markirt sind und wäre es auch nur durch ganz leichte Modifikationen des zelligen Materials. —

O. Schultze hat die Milchlinie auch beim Schwein nachgewiesen und hieraus könnte Jemand einen Einwand gegen meine Anschauungen

ableiten. Habe ich doch an anderem Orte[1] den Hufthieren ein Marsupialstadium abgesprochen und erkenne nun selbst für das Schwein ein Marsupialrudiment an. Dies lässt sich leicht zurückweisen. Was ich damals für die Hufthiere aufstellte, kann natürlich nur auf jene Bezug haben, bei denen die Mammartasche vollständig persistirt: für das Schwein aber habe ich ja gerade (Morph. Jahrb. IX, pag. 309) nachgewiesen, dass dessen Mammartasche eine Reduktion erfährt und dass in diesem Punkte die Suiden sich weit von anderen Hufthieren entfernen. Wie die Entstehung des Beutels mehrfach eingetreten sein kann (Morph. Jahrb. XVIII, pag. 368), so mag dieselbe auch innerhalb der Hufthiere sich einmal entwickelt haben. Für die Wiederkäuer konnte O. Schultze keine Milchlinie nachweisen und eben diese für ihn bestehende Schwierigkeit stimmt zu meinen Anschauungen vortrefflich.

Nur nebenbei möchte ich hier eine Schlussfolgerung zurückweisen, welche O. Schultze an seine Befunde der Milchpunkte knüpft. Er fasst dieselben nämlich als »von der Natur geschaffene Lokalisationspunkte« auf und glaubt daraus weitgehende Konsequenzen über die Bauchwand ziehen zu können. »Die primitive Bauchwand« soll eine nach dem Leibesnabel stetig fortschreitende scheinbare Rückbildung »erfahren, und die gesammte definitive Bauchwand ist eine sekundäre Bauchwand«. Ein solcher Schluss führt sich durch seine eigenen Konsequenzen selbst ad absurdum. Sind die Milchdrüsen fixe Punkte, dann hat diese »Reduction« der Bauchwand bei den Beutelthieren den höchsten Grad erreicht, denn hier stehen die Milchdrüsen einander am nächsten! Eine solche einseitig-embryologische Auffassung schlägt allen Thatsachen der vergleichenden Anatomie ins Gesicht. Die ungeheure Wandelbarkeit der Milchdrüsen in ihrer Lage, auf die ich oben hinwies, lässt dieselben gerade als die am allerwenigsten fixen Punkte der Bauchhaut erscheinen!

Die Resultate dieser Abhandlung können in dem Satze zusammengefasst werden:

Der direkte Beweis für die Existenz einer Marsupialperiode in der Vorgeschichte der meisten Placentalier ist erbracht. Sowohl bei erwachsenen Formen als auch in der Ontogenese sind Rudimente eines Beutels nachweisbar.

[1] Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern.

Von

Dr. C. K. Hoffmann,

Professor an der Reichsuniversität zu Leiden.

Mit Tafel XII.

Venae omphalo-mesentericae. In einer vorigen Arbeit (9 habe ich nachzuweisen versucht, dass bei *Acanthias* phylogenetisch höchstwahrscheinlich zwei vollkommen entwickelte Venae omphalo-mesentericae bestanden haben, welche sich hinter der Stelle, wo der Urdarm sich vom Blastoderm abschnürt, mit einander zur Bildung der Vena omphalo-mesenterica impar vereinigten und dass beim jetzt lebenden Thier der mittlere Theil der Vena omphalo-mesenterica dextra entweder gar nicht mehr angelegt wird, oder, falls dies Stück sich wirklich auch jetzt noch anlegt, so überaus schnell wieder abortirt, dass mir sein Vorkommen entgangen ist. In jungen Entwicklungsstadien findet man nämlich von der Vena omphalo-mesenterica dextra noch deutlich zwei Stücke vorhanden, das eine (vordere) Stück mündet kopfwärts in den Sinus venosus, läuft eine Strecke weit neben der rechten Urdarmwand, um dann caudalwärts zu verschwinden; das andere (hintere) Stück ist bedeutend kleiner als das erstgenannte, dasselbe kommt nur noch am caudalen Ende des Dotterstranges zur Anlage und vereinigt sich unmittelbar hinter der (hinteren) Darmpforte mit der Vena omphalo-mesenterica sinistra.

In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien abortirt nun auch das Rudiment des hinteren Theiles der Vena omphalo-mesenterica dextra, während der persistirende vordere Theil der gedachten Vena sich über den Darmrücken hinschiebt und sich so mit der Vena

omphalo-mesenterica sinistra vereinigt. Dieser dorsalwärts vom Urdarm gelegene Querstamm ist ein mächtiges Gefäß und liegt unmittelbar hinter der Pankreasausstülpung. Außerdem konnte ich von *Mustelus* noch angeben, dass hier zwischen der Vena omphalo-mesenterica dextra und sinistra noch eine zweite Anastomose vorkommt, die ich bei *Acanthias* nicht gefunden hatte. Dieselbe liegt zwischen Leberausstülpung und Vorderwand des Dotterstranges und verläuft längs dem ventralen Rande der Urdarmwand, sie bildete bei Embryonen aus dieser Entwicklungsperiode nur ein winziges Ästchen. Fortgesetzte Untersuchungen an älteren Embryonen von *Acanthias* haben mich nun gelehrt, dass sich auch hier eine zweite Anastomose bildet, die ventralwärts vom Urdarm die Vena omphalo-mesenterica sinistra mit der dextra in Verbindung bringt. Diese Anastomose, welche Anfangs nur einen dünnen Querzweig darstellt, verwandelt sich ebenfalls bald in ein sehr ansehnliches Quergefäß. Durch die doppelte Anastomose zwischen der Vena omphalo-mesenterica dextra und sinistra, einmal dorsalwärts und einmal ventralwärts vom Darm, entsteht also ein venöser Gefäßring, durch welchen der Darmkanal hindurchtritt. Wie bei *Mustelus* liegt die ventrale Anastomose zwischen Leberausstülpung und vorderer Darmpforte, während die dorsale Anastomose — wie gesagt — unmittelbar hinter der Pankreasausstülpung gelegen ist.

Bei *Acanthias*-Embryonen von 16 mm ist dieser venöse Gefäßring schon zu vollkommener Ausbildung gelangt. Indem sich bei etwas älteren Embryonen auch noch ein zweiter Ring entwickelt, so will ich den oben genannten als ersten oder vorderen Gefäßring bezeichnen. Der zweite oder hintere Gefäßring ist bei Embryonen von 20 mm zur Entwicklung gekommen. Die Verhältnisse sind hier folgende. Deutlichkeitshalber will ich erst noch etwas über die Vena subintestinalis mittheilen, unten komme ich auf ihre Verhältnisse ausführlicher zurück. Man kann an dieser Vene zwei Abschnitte unterscheiden, der eine Theil verläuft im Schwanz, der andere im Rumpf, erstgenannter kann als Vena subintestinalis caudalis, letztgenannter einfach als Vena subintestinalis bezeichnet werden. In späteren Entwicklungsstadien giebt die Vena subintestinalis caudalis ihre Verbindung mit der Vena subintestinalis des Rumpfes auf und vereinigt sich, indem sie sich in zwei Äste theilt, mit den jetzt ebenfalls zur Entwicklung gekommenen Venae cardinales posteriores. Von diesem Stadium an will ich die Vena subintestinalis caudalis einfach Vena caudalis nennen und die Vena subintestinalis des

Rumpfes als Vena mesenterica bezeichnen. Letztgenannte bildet mit dem Endstück der Vena omphalo-mesenterica den Stamm der Leberpfortader. Bei Embryonen von 20 mm Länge findet die in Rede stehende Veränderung der Vena subintestinalis statt. In der Gegend des Dotterstieles rückt die Vena mesenterica, so kann man jetzt die Vena subintestinalis bei Embryonen aus oben genanntem Entwicklungsstadium wohl nennen, ganz auf die linke Seite der Darmwand und vereinigt sich hier mit der vom Dottersack kommenden Vena omphalo-mesenterica sinistra s. impar; das durch den Zusammenfluss dieser beiden Venen entstandene Gefäß, welches ich einfach als »Dottersackvene« bezeichnen will, bildet ein sehr mächtiges Gefäß, welches noch weiter kopfwärts den Darm gänzlich umhüllt, so dass dieser dann vollständig in einem Blutsinus liegt oder von einem Blutgefäßring umgeben wird. Dieser, der zweite oder hintere venöse Gefäßring, liegt in Beziehung zum Darm sehr asymmetrisch, denn sein Lumen ist links sehr groß und rechts winzig klein (s. Taf. XII Fig. 1). Weiter nach vorn zu wird die linksseitige Darmausstülpung *p*, welche in Fig. 1 noch eben sichtbar ist, größer und mächtiger, sie bildet die Anlage des Pankreas; links und dorsalwärts vom Darm und von der Pankreasanlage liegt die Vena omphalomesenterica (s. Fig. 2). Kopfwärts wird die genannte Ausstülpung noch um Vieles bedeutender und theilt dadurch die Vena omphalo-mesenterica s. impar in eine gleichnamige dextra und sinistra, beide sind Gefäße von sehr großem Kaliber, wie Fig. 3 zeigt, und so findet man auf mehreren Schnitten die Pankreasausstülpung von einer großen Vena omphalo-mesenterica dextra und sinistra begleitet. Unmittelbar vor der vorderen Darmpforte und hinter der Leberausstülpung vereinigen sich die beiden Venae omphalo-mesentericae wieder ventralwärts, wodurch der vordere oder erste Gefäßring zu Stande kommt (siehe Fig. 4). Durch die Leberausstülpung trennen sich beide Gefäße wieder von einander, um sich dann in die rechte und linke Leberausstülpung zu verzweigen (s. Fig. 5). Mit anderen Worten: die paarig angelegten Venae omphalo-mesentericae begeben sich aus der Leber und vereinigen sich vor der vorderen Darmpforte und hinter der Leberausstülpung ventralwärts vom Darm, dann ziehen sie wieder getrennt an der Seite des Darmes und der Pankreasanlage und treten hinter dieser wieder mit einander in Verbindung, indem die Vena omphalo-mesenterica dextra sich in die gleichnamige linke ergießt. Darauf theilt letztgenannte Vena sich in zwei Äste, der eine setzt sich als Vena mesenterica caudalwärts auf dem Darm weiter

fort, während der andere als Vena omphalo-mesenterica sinistra s. impar sich auf den Dottersack begiebt, nachdem er vorher bei seiner Vereinigung mit der Vena mesenterica den Darm nochmals ringförmig umhüllt hatte.

Auf diese Weise kommen zwei im dorsalen Gekröse konvergirende und dort unmittelbar hinter der Pankreasausstülpung sich berührende Gefäßringe zu Stande, von welchen der vordere lang ausgedehnt, der hintere dagegen kurz gedrängt ist. In den nächstfolgenden Entwicklungsstadien verkümmert nun von dem unteren Gefäßring die rechte Hälfte und von dem oberen die linke Hälfte, dem zufolge tritt an der Stelle der ursprünglich symmetrisch von der Pankreasausstülpung gelegenen Dottervene ein unpaarer Gefäßstamm. Die Verkümmerung dieser beiden Ringhälften verläuft sehr schnell, denn bei nur um etwas älteren Embryonen (von 22—23 mm Länge) hat sich die ganze Umwandlung schon vollzogen; dieselbe wird höchstwahrscheinlich bedingt oder steht wenigstens in sehr enger Beziehung zu der Pankreasentwicklung. — Bei Embryonen aus dem oben genannten Stadium — Embryonen von 22 mm Länge — rückt die Vena mesenterica in der Gegend des Dotterstieles auf die linke Seite der Darmwand, dann schiebt sie sich über den Darm (s. Taf. XII Fig. 6) und kommt darauf rechts vom Darm zu liegen (s. Taf. XII Fig. 7). Unmittelbar hinter der Stelle, wo die Vena mesenterica auf die rechte Darmwand gekommen ist, tritt der Dotterstiel mit dem Darm in offene Verbindung. Weiter kopfwärts, wo Dotterstiel und Darm sich wieder von einander trennen, rückt die Vena mesenterica ventralwärts vom Darm, oder genauer gesagt, ventralwärts von dem (unter dem Darm gelegenen) Ductus choledochus, nimmt hier die Vena omphalo-mesenterica auf (Taf. XII Fig. 8), um sich dann in eine linke und rechte anführende Lebervene resp. Pfortaderast zu theilen.

Bei der Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte der Venae omphalo-mesentericae konnte ich zugleich die Angabe von VAN WIJHE (12) bestätigen, dass die Ausmündung des Dotterstieles, in Beziehung zu der Ausmündung des Ductus choledochus und des Pankreas im Darm, eigenthümlichen Veränderungen unterliegt. Bei Embryonen von 22 mm Länge findet man cranio-caudalwärts erst die Ausmündung des Ductus choledochus, dann die des Dotterstieles, und endlich die des Pankreas; bei solchen, die nur um etwas älter sind, münden Ductus choledochus und Dotterstiel neben einander im Darm aus (s. Taf. XII Fig. 9) und dann folgt die Ausmündung des Pankreas,

und in älteren Stadien mündet der Dotterstiel vor dem Ductus choledochus und dem Pankreas im Darm aus. — Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich also, dass die Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern in einem der wichtigsten Punkte mit dem der Amnioten übereinstimmt. Wie bei sämmtlichen Amnioten, so sind auch bei den Selachiern die Venae omphalo-mesentericae die erst auftretenden Venen, bei beiden entwickelt sich in der Gegend der Pankreasanlage ein (doppelter) venöser Gefäßring, durch welchen der Darmkanal hindurchtritt. Diesen Gefäßring hat Hochstetter (6) zuerst beim Huhn nachgewiesen, später fand er denselben auch bei Reptilien (*Lacerta*, *Tropidonotus*) (7), wo mir sein Vorkommen bei *Lacerta*, von welcher mir nur spärliche Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, — *Tropidonotus* konnte ich gar nicht untersuchen — entgangen war. Ganz ähnlich wie bei Vögeln und Reptilien kommt durch Rückbildung bestimmter Theile dieses Gefäßringes der bleibende Zustand zu Stande und entsteht der unpaare Stamm der Vena omphalo-mesenterica, der an der linken Seite des Darmes vorbei caudalwärts von der Pankreasanlage an dessen Dorsalseite gelangt und von hier aus weiter an der rechten Seite des Darmes entlang sich ventralwärts vom Darm in die beiden anführenden Venen resp. Pfortaderäste fortsetzt.

Auch in der Entwicklungsgeschichte des Menschen kommt dieser Doppelring vor, wie His (4) nachgewiesen hat, lange bevor Hochstetter sein Vorkommen bei Vögeln und Reptilien entdeckte. Endres (3) nennt denselben daher den His'schen Doppelring der Venae omphalo-mesentericae.

Vena subintestinalis. Oben habe ich schon angeführt, dass man an der Vena subintestinalis zwei Theile unterscheiden kann, von welchen der eine im Schwanz, der andere im Rumpf verläuft; erstgenannten kann man Vena subintestinalis caudalis, letzteren einfach Vena subintestinalis nennen. Sobald die Embryonen eine Länge von ungefähr 20 mm erreicht haben, giebt, wie gesagt, die Vena subintestinalis caudalis ihre Verbindung mit der Vena subintestinalis des Rumpfes auf, um sich mit den Venae cardinales zu verbinden, welche nämlich in dieser Entwicklungsperiode die Kloakengegend erreicht haben. Bis etwa kurz vor diesem Stadium verhält sich die Vena subintestinalis caudalis folgendermaßen. Der Canalis neurentericus ist noch in vollkommenem Zustande vorhanden, der darauf folgende Theil des Schwanzes enthält noch keine Blutgefäße; Nerven-

rohr, Chorda, Subchorda und Schwanzdarm liegen unmittelbar unter einander. Dort, wo die ersten Blutgefäße auftreten, formiren sie einen Ring um den Schwanzdarm, welcher sich auf einem Paar Schnitte erhält, um sich dann in zwei Hälften zu theilen, von welchen die eine dorsal, die andere ventral vom Schwanzdarm liegt, erstere bildet den Anfang der Arteria caudalis, letztere den der Vena subintestinalis caudalis. Im hinteren Schwanztheil hängen demnach auch jetzt noch beide Gefäße unmittelbar zusammen. Auch dann, wenn sie sich von einander getrennt haben, treten sie weiter kopfwärts nochmals wiederholt mit einander in Verbindung. In dem darauf folgenden Theil des Schwanzes findet man den Darm in sehr starker Rückbildung. Auf dem einen Schnitt ist er noch deutlich nachweisbar, auf dem anderen fehlt er oder es ist nicht möglich, mit Bestimmtheit zu sagen, ob er noch vorhanden sei oder aber sich schon vollständig rückgebildet habe. Nähert man sich der Kloakengegend, so trifft man ihn wieder auf jedem Schnitt an; er bekommt ein deutliches Lumen und liegt jetzt nicht mehr zwischen der Arteria caudalis und der Vena subintestinalis caudalis, sondern vollständig in letztgenannter (s. Taf. XII Fig. 10). In der Kloakengegend selbst lagert sich die genannte Vena hufeisenförmig über den Darm, um sich darauf in zwei Äste zu theilen, welche links und rechts vom Darm verlaufen (Taf. XII Fig. 11). Bevor sie dies thut, geht sie eine Anastomose ein mit den Venae cardinales; bei Embryonen von 18 mm fehlte dieselbe noch, bei solchen von 20 mm finde ich sie zuerst vorhanden, und bei Embryonen von 21 mm sind mehrere da, ich werde sie gleich näher beschreiben. Der Kloake vorbei vereinigen sich die beiden Äste der Vena subintestinalis erst wieder ventral- und dann auch dorsalwärts vom Darm, so dass die ganze Darmoberfläche von Blutbahnen scheinbar eingehüllt wird. Ich sage scheinbar, denn die Wände dieser Gefäße rücken hier sehr dicht an einander, in denselben verschwinden die Blutkörperchen und es folgt jetzt ein Theil des Darmes, wo zwischen dem sehr mächtigen Darmhypoblast und der dünnen Splanchnopleura zarte, spindelförmige Zellen abgelagert sind, die man mit eben so viel Recht als eine zarte Submucosa, wie als eine endotheliale Gefäßwand deuten kann. Hätte nicht die Entwicklungsgeschichte jüngerer Embryonen mit der vollsten Deutlichkeit gelehrt, dass das ganze Blutgefäßsystem ein abgegliedertes Stück des Urdarmes sei, so könnte dieser Abschnitt des Darmtractus als ein vorzügliches Beispiel gelten, um nachzuweisen, dass die Endothelien aus dem Mesenchym der Splanchno-

pleura entstehen. Jetzt aber muss man daraus den Schluss ziehen, dass bei der Rückbildung des hinteren Theiles der Vena subintestinalis des Rumpfes die endothelialen Gefäßwände sich unmittelbar in das Gewebe der Submucosa verwandeln und demnach das sogenannte reticuläre oder adenoide Bindegewebe nicht dem mittleren Keimblatt, sondern dem Hypoblast zugehört, ein Schluss, zu welchem die Blut- und Gefäßbildung auf dem Dottersack mich schon früher geführt hat (10). Welche Rolle dabei die Blutkörperchen spielen, ob sie zu Grunde gehen, oder was aus ihnen wird, darüber wage ich nichts zu entscheiden. Dort, wo die Spiralfalte auftritt, werden auch wieder die Blutgefäße deutlicher, und die Vena subintestinalis, welche man hier wohl schon Vena mesenterica nennen kann, zeigt sich dann unter der bekannten Gestalt, auf dem einen Schnitt einfach, auf dem anderen doppelt, aber überall gehen die endothelialen Gefäßwände und die Submucosa so unmerkbar in einander über, und hängt die Submucosa einerseits mit dem sehr dicken Darmhypoblast, besonders an den Rändern der Spiralfalte, andererseits mit der winzig dünnen Splanchnopleura so kontinuirlich zusammen, dass es selbst nicht möglich ist, auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit zu sagen, welcher Antheil dem Darmhypoblast und welcher der Splanchnopleura an der Bildung des reticulären Gewebes zukommt, welches als eine ziemlich mächtige Schicht zwischen Darmepithel und Splanchnopleura abgelagert ist. Nähert man sich der Gegend des Dotterstieles, so erscheint die Vena mesenterica auf jedem Querschnitte einfach, sie rückt auf die linke Seite der Darmwand, um sich dann mit der Vena omphalo-mesenterica impar s. sinistra zu vereinigen. Bei Embryonen aus dieser Entwicklungsperiode (von 19—20 mm Länge) beschreibt die Spiralfalte $8^1/_2$—9 Windungen. Embryonen von 21 mm Länge lehren nun Folgendes. Nur im hintersten Theil des Schwanzes findet man noch einen Schwanzdarm vorhanden, und auch der Canalis neurentericus ist noch gut entwickelt. Weiter kopfwärts ist der Schwanzdarm überall vollständig abortirt; die Vena caudalis, so kann man jetzt die Vena subintestinalis des Schwanzes wohl nennen, und die Arteria caudalis liegen unmittelbar unter einander. Die Kloake fängt demnach als Blindsack an, sie liegt von ihrem ersten Auftreten ab ventral von der Vena caudalis; letztgenannte nimmt hier etwas weiter kopfwärts die Vena cardinalis auf; beide Gefäße trennen sich darauf wieder, jedes derselben wird durch eine Scheidewand in ein linkes und rechtes Rohr getheilt, so dass man dann vier Gefäßen unter einander begegnet, zwei Venae cardinales und

zwei Venae caudales. Kurz darauf vereinigen sich diese vier Gefäße wieder (Taf. XII Fig. 12), trennen sich, vereinigen sich nochmals, trennen sich aufs Neue, vereinigen sich wieder, um sich darauf definitiv zu trennen (Taf. XII Fig. 13). Auf die Vena cardinalis komme ich gleich unten zurück, wir haben hier einfach die Fortsetzung der Vena caudalis auf den Kloakendarm zu verfolgen, dieselbe bleibt noch auf einigen Schnitten fortbestehen und zeigt sich hier immer doppelt; darauf rücken die beiden Äste nach einander ventralwärts und es kehren jetzt dieselben Bilder wieder, bei welchen man zwischen dem sehr dicken Darmhypoblast und der dünnen Splanchnopleura einer doppelten Schicht von spindelförmigen Zellen begegnet, welche man mit eben so viel Recht als eine Submucosa, wie als eine endotheliale Gefäßröhre deuten kann, deren Wände einander fast unmittelbar anliegen. Erst dort, wo die Spiralfalte auftritt, findet man wieder ein deutliches Blutgefäß in dem Darm — den Anfang der Vena mesenterica. Von jetzt an setzt sich die Vena caudalis nicht mehr zum Theil noch auf den Kloakendarm fort, sondern sie geht einzig und allein direkt in die Vena cardinalis über; doppelt ist die Vena caudalis jetzt nirgends mehr, denn auch die Vena cardinalis ist jetzt in ihrem ganzen hinteren Theil einfach geworden. Bei Embryonen von 25—26 mm Länge finde ich keinen Canalis neurentericus mehr, wohl noch im hintersten Theil des Schwanzes ein kleines Stückchen Darm, kurz bevor es verschwindet tritt ein Blutgefäß auf, welches dasselbe ringförmig umhüllt. Dort, wo das in Rede stehende Stückchen Schwanzdarm kopfwärts aufhört, theilt sich der Blutgefäßring in ein dorsales Stück, den Anfang der Arteria caudalis, und in ein ventrales Stück, den Anfang der Vena caudalis. Die genannte Vena bildet auf jedem Schnitt ein stattliches Gefäß, bis zu der Stelle, wo die beiden Segmentalgänge sich der Kloakenwand anlegen, nimmt sie 24—25 Spinalvenen (s. gleich unten) auf. In dem hinteren Theil des Darmtractus (dem späteren Enddarm) kann ich keine Blutgefäße auffinden; die fingerförmige Drüse — die Glandula superanalis — hat sich bei Embryonen aus diesem Entwicklungsstadium bereits sehr deutlich angelegt, aber auch in dieser fand ich keine Blutgefäße. Erst kurz vor der Gegend, wo die Spiralfalte auftritt, zeigt die Darmwand wieder ein deutliches Gefäß, der Anfang der Vena mesenterica. Die Spiralfalte beschreibt hier 12—13 Windungen.

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich also, dass ein Stück der Vena subintestinalis, und zwar der Abschnitt, welcher zwischen dem

Ende des späteren Mitteldarmes und dem Anfang des Schwanzes liegt, seine Verbindung mit dem übrigen Theil aufgiebt. Dies Stück abortirt nicht, sondern seine nur aus Endothelium bestehenden Wände verwandeln sich in ein Gewebe, welches sich in nichts vom adenoiden oder reticulären Bindegewebe unterscheidet, aus welchem die Submucosa entsteht. Ich will dasselbe auch hier »Hämenchymgewebe« nennen, um die Worte »Mesenchym und Bindegewebe« einfach für die Produkte des mittleren Keimblattes zu reserviren (10). Indem gleichzeitig der Schwanzdarm verschwindet, verwandelt sich die Vena subintestinalis des Schwanzes in die Vena caudalis, die sich von jetzt an unmittelbar in die Vena cardinalis posterior fortsetzt, während der im Rumpf fortbestehende Theil der Vena subintestinalis als Vena mesenterica bezeichnet werden kann. Ähnlich wie bei den Sauriern (*Lacerta*) findet man (8) bei den Selachiern (*Acanthias*), dass, wenn der Schwanzdarm zum größten Theil schon resorbirt ist, an der Schwanzspitze nebst dem Canalis neurentericus noch ein kleines Stückchen vorhanden ist, bei beiden bleibt also der Canalis neurentericus sehr lange fortbestehen.

Venae cardinales. Von allen Venen finde ich die Entwicklungsgeschichte der Venae cardinales am schwierigsten zu verfolgen. Ich will erst angeben, wie der Ductus Cuvieri, der gemeinschaftliche Querstamm, entsteht, durch welchen die beiden Venen in den Sinus venosus ausmünden, und dann mittheilen, was ich über die Anlage dieser Venen selbst gefunden habe. Auf Taf. XII Fig. 14 ist ein Querschnitt durch einen Embryo abgebildet, bei welchem die erste, zweite, dritte und vierte Kiementasche offen stehen, die fünfte noch geschlossen ist und die sechste sich angelegt hat (also eines Embryo aus Stadium XI meiner vorigen Arbeit). In diesem Entwicklungsstadium finde ich für das erste Mal den Querstamm angelegt, durch welchen jederseits die Vena cardinalis anterior und posterior gemeinschaftlich in den Sinus venosus münden. Wenn man bei etwas jüngeren Embryonen, wo man ähnlichen Bildern begegnet, aber der Ductus Cuvieri noch fehlt, die Schnittserie caudalwärts verfolgt, so findet man, dass die Splanchnopleura des Darmes und die Splanchnopleura des Herzens (das Myocardium) sich verlöthen, erst ein kurzes Mesocardium (superius) bilden und dann aus einander rücken, dadurch kommt die endotheliale Wand des Sinus venosus unmittelbar unter den Darmhypoblast zu liegen, bis in der Gegend der Leberausstülpung, wo bekanntlich der Sinus venosus sich unmittelbar in

die Venae omphalo-mesentericae fortsetzt. Verfolgt man aber die Schnittserie eines Embryo aus dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium caudalwärts, so findet man, dass das Cölom sich hier in drei Stücke gliedert, ein paariges, neben dem Darm gelegenes Stück — was man als Splanchnocoel bezeichnen kann — und in ein unpaariges Stück, in welchem das Herz liegt — das Cardiocoel. Nach hinten zu verlöthen sich die splanchnische Platte des Cardiocoel und das Myocardium, um dann aus einander zu rücken, dadurch kommt auch hier wieder die endotheliale Wand des Sinus venosus unmittelbar unter den Darmhypoblast zu liegen. Der Sinus venosus macht jetzt jederseits eine Ausstülpung, die durch die Spalte, welche das Splanchnocoel von dem Cardiocoel trennt, hindurchtritt, und indem sie bedeutend anschwillt, sich der Somatopleura des Splanchnocoel anlegt; diese Ausstülpung bildet die Anlage des Ductus Cuvieri (s. Taf. XII Fig. 15). Unmittelbar hinter der genannten Stelle vereinigt sich das Splanchnocoel wieder mit dem Cardiocoel und man kommt allmählich in die Gegend der Leberausstülpung.

Ich habe versucht, die Stelle etwas genauer zu bestimmen, wo der Sinus venosus zur Bildung des Ductus Cuvieri sich ausstülpt, und ich finde, dass diese dem ersten Rumpfsegment entspricht. Unter dem ersten Rumpfsegment verstehe ich mit VAN WIJHE (11) dasjenige, welchem der erste cervicale Spinalnerv zugehört; dieser Nerv ist dadurch erkennbar, dass er eine deutliche dorsale und ventrale Wurzel besitzt. Vor dem ersten cervicalen Spinalnerven finde ich noch sehr deutlich drei ventrale Wurzeln und eine fragliche (am meisten cranialwärts gelegene) vierte, dieselben innerviren die drei resp. vier Occipitalmyotome, mit anderen Worten, dieselben gehören den vier Occipitalsegmenten an, sie bilden die Wurzeln des Nervus hypoglossus; das erste am meisten cranialwärts gelegene Occipitalsegment war schon sehr rudimentär. Der Schnitt, von welchem Taf. XII Fig. 14 eine Abbildung vorstellt, geht durch das letzte Occipitalsegment, dasselbe hatte sich wie die drei anderen bereits vollkommen abgeschnürt. Das erste Rumpfsegment, in welchem der Ductus Cuvieri liegt, hatte sich noch nicht vollständig abgeschnürt, die Ausstülpung des Sinus venosus, aus welcher der Ductus Cuvieri entsteht (s. Taf. XII Fig. 15), liegt caudalwärts von der Stelle, wo Myotom und Mittelplatte noch durch eine schmale Zellbrücke verbunden sind. — Es ist ungemein schwierig, sich in jungen Entwicklungsperioden über die Grenze von Kopf und Rumpf zu orientiren, besonders indem bei oben genannten Embryonen die zur Kommissur

gewordene Nervenleiste zwischen dem ersten cervicalen Spinalganglion und der am meisten caudalwärts gelegenen Vaguswurzel einen sehr dicken Strang bildet. Ob wirklich dieser Strang nicht auch eine sehr rudimentäre obere Wurzel (resp. Ganglion) bildet, welche der am meisten caudalwärts gelegenen Hypoglossuswurzel entspricht, ist mir fraglich geblieben. Indem ich dies nicht mit Bestimmtheit ermitteln konnte, nehme ich, wie gesagt, als erstes Rumpfsegment dasjenige an, welches ein deutliches, wenn auch immer noch rudimentäres Ganglion besitzt.

Kehren wir jetzt zu der Vena cardinalis posterior zurück. Dieselbe entsteht später als die anterior. Was ich über ihre Entwicklung mittheilen kann, ist Folgendes. So weit ich finde, legt sich die genannte Vena segmental an. In jedem Segment nämlich stülpt sich die Aorta jederseits aus und bildet einen Ast, den man als Arteria spinalis bezeichnen kann, dieselbe umhüllt die ventrale Wurzel sowie die dorsale Wurzel inklusive das Ganglion und den gemeinschaftlichen Nerven, um als Vena spinalis zurückzukehren; indem nun die Venae spinales cranial- und caudalwärts sich mit einander vereinigen, entsteht ein gemeinschaftlicher Stamm — die Vena cardinalis posterior (s. Taf. XII Fig. 16).

Die Anlage der hinteren Cardinalvenae scheint ziemlich eng verbunden zu sein mit der Entstehung des Mesonephros, resp. an die Abschnürung der Myotome von den Mittelplatten, ähnlich wie die genannte Abschnürung wächst auch die Vena cardinalis posterior streng in der Richtung von vorn nach hinten, und erst nachdem die Myotome sich vollständig von den Mittelplatten abgeschnürt haben, mit anderen Worten, erst nachdem die Nephrotome sich gebildet haben, finde ich den Stamm der Vena cardinalis posterior angelegt. Bei Embryonen von 20 mm Länge haben sich beide Venae cardinales posteriores bereits vollständig entwickelt und fangen, wie gesagt, schon an mit der Vena subintestinalis caudalis zu anastomosiren. Auch in ihrem hinteren Abschnitte, wo sie in älteren Stadien unter dem Interrenalorgan mit einander zu einem unpaaren Stamm verschmelzen, sind sie bei oben genannten Embryonen noch fast über ihrer ganzen Länge paarig. Nur an drei oder vier Stellen finde ich hier die Vena cardinalis dextra durch einen dünnen Querzweig unter dem inmittels entstandenen Interrenalorgan mit der linksseitigen in Zusammenhang, und diese Anastomosen scheinen ebenfalls segmental aufzutreten. Bei Embryonen von 25—26 mm Länge haben sich die beiden hinteren Cardinalvenen, von der Stelle ab gerechnet, wo die

beiden Segmentalgänge sich der Kloakenwand anlegen, über eine Länge von acht Segmenten kopfwärts unter dem Interrenalorgan zu einem gemeinschaftlichen Stamm vereinigt.

Vena cardinalis anterior. Ähnlich wie die Vena cardinalis posterior, so zeigt auch die Vena cardinalis anterior eine deutliche segmentale Anlage. An jedem der großen Gehirnnerven — Trigeminus, Acustico-facialis, Glossopharyngeus und Accessorio-vagus — sowie an den drei resp. vier segmentalen Occipitalnerven (Hypoglossuswurzeln) giebt die Aorta einen Ast ab. Wie die ventralen und dorsalen Wurzeln der Spinalnerven, so findet man auch die großen Gehirnnerven und ihre Ganglien durch Blutgefäße sinusartig eingehüllt, und dasselbe gilt von den Hypoglossuswurzeln, wie Taf. XII Fig. 17, 18 und 19 verdeutlichen mögen. Indem die abführenden Gefäße — die Anlagen der Venen — sich mit einander vereinigen, entsteht der Stamm der Vena cardinalis anterior. Von den drei genannten Schnitten geht der eine (Fig. 17) durch den Ramus ventralis des Nervus acustico-facialis, dort, wo dieser mit dem verdickten Epithel der oberen hinteren Wand der ersten Kiemenspalte verschmilzt, und der zweite (Fig. 18) durch das Gehörbläschen und eine kleine Partie des kolossalen Ganglion des Acustico-facialis; beide Schnitte entstammen einem Embryo, bei dem die erste, zweite und dritte Kiementasche offen stehen, die vierte und fünfte noch geschlossen sind. Der dritte Schnitt (Fig. 19) geht durch das zweite Occipitalsegment und den zweiten Occipitalnerven — die zweite Wurzel des Nervus hypoglossus — desselben Embryo, von welchem Taf. XII Fig. 15 die Anlage des Ductus Cuvieri vorstellt. In dem Stadium, in welchem ich am frühesten den gemeinschaftlichen Querstamm angelegt finde, vermittels dessen die beiden Cardinalvenen in den Sinus venosus ausmünden, ist der Stamm der Vena cardinalis anterior bereits zu vollständiger Entwicklung gelangt und steht auch schon mit dem Ductus Cuvieri in direkter Verbindung. Verfolgt man die Vene von ihrer Einmündung in den Ductus Cuvieri kopfwärts, so zeigt sie folgenden Verlauf. Erst liegt sie jederseits dicht neben der Aorta und nimmt vier Occipitalvenen (Hypoglossusvenen) auf. Auch das am meisten cranialwärts gelegene (erste) Occipitalmyotom — welches schon rudimentär war — besaß noch deutlich eine Occipitalarterie resp. Vene. Obgleich ich, wie schon erwähnt (s. pag. 298), mit Bestimmtheit nur drei Occipitalnerven (Hypoglossuswurzeln), dem zweiten, dritten und vierten Occipitalsegment entsprechend, gefunden habe

und es mir zweifelhaft geblieben ist, ob dem ersten, am meisten cranialwärts gelegenen Occipitalsegment auch noch eine ventrale Wurzel zukommt, so scheint mir aus dem Vorkommen von vier Occipitalvenen zu folgen, dass auch wirklich vier Occipitalnerven (Hypoglossuswurzeln) vorkommen und dass die vorderste Wurzel so rudimentär ist und so schnell wieder abortirt, dass ich sie mit Sicherheit nicht finden konnte. In der Gegend des vordersten Occipitalmyotom rückt der Stamm der Vena cardinalis anterior dorsalwärts (s. Taf. XII Fig. 20), legt sich fast unmittelbar der Wand des Hinterhirns an, nimmt die Venen auf, welche die Ganglien und die Äste aller Gehirnnerven sinusartig umhüllen, und scheint sich dann dem Trigeminus vorbei in mehrere Äste aufzulösen, welche unmittelbar mit den peripheren Endästen der Kopfaorta zusammenhängen. Wie in diesem Entwicklungsstadium die Verhältnisse eigentlich sind, habe ich weder an Längsschnitten noch an Querschnitten mit einiger Bestimmtheit ermitteln können, bei etwas jüngeren Embryonen, wenn die Zustände noch einfacher sind, ist dies etwas leichter. Man findet dann, am besten an etwas schrägen Längsschnitten, dass die Kopfaorta dort, wo sie über die Vorderwand des Kopfdarmes sich hinbiegt und sich in ihre beiden Endäste — die beiden ersten Kiemenarterien — theilt, beiderseits einen Ast abgiebt (s. Taf. XII Fig. 21 und 22); dieser Ast, der unmittelbar neben der Chorda dorsalwärts sich begiebt und sich der Wand des Hinterhirns anlegt, ist der Anfang der Vena cardinalis anterior.

In meiner vorigen Arbeit (9) habe ich mitgetheilt, dass die Venae cardinales nichts Anderes als unmittelbare Ausstülpungen des Sinus venosus seien. Fortgesetzte Untersuchungen haben mir jetzt gezeigt, dass dies eigentlich allein für den gemeinschaftlichen Querstamm gilt, vermittels dessen die Vena cardinalis anterior und posterior sich in den Sinus venosus begeben. Die Cardinalvenen selbst liegen sich segmental an, sie entstehen als segmentale Ausstülpungen der Aorta, welche jeden Gehirnnerven, sowie jeden Spinalnerven blutsinusartig umscheiden. Die proximalen Theile dieser Ausstülpungen können als Arterien, die distalen als Venen bezeichnet werden, aus dem Zusammenfluss der letzteren entstehen die Stämme der Cardinalvenen. Indem nun, wie wir früher gesehen haben, sowohl der Sinus venosus als auch die Aorta abgegliederte Stücke des Urdarmes sind, so folgt

daraus, dass auch der Ductus Cuvieri und die Venae cardinales in letzter Instanz nichts Anderes als abgeschnürte Theile des Urdarmes bilden.

Die Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Knorpelfischen ist bis jetzt wenig bearbeitet. Außer Balfour (1, 2), dessen Angaben genügend bekannt sind, kenne ich nur Hochstetter (5). Dem Umstand, dass ihm nur spärliches Material zur Verfügung stand, wird es wohl zuzuschreiben sein, dass ihm die wichtigsten Stadien entgangen sind, selbst das Vorkommen des venösen Gefäßringes. Rabl's Arbeit (Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. in: Festschrift zum siebzigsten Geburtstage Rudolf Leuckart's) war mir leider nicht zugänglich.

Leiden, Mai 1893.

Litteraturverzeichnis.

1) F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. 1878.
2) —— A Teatise on Comparative Embryologie. Vol. II. 1881.
3) H. Endres, Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über die formbildende Bedeutung des Blutgefäßapparates. in: Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XL. 1892.
4) W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. 1880—1885.
5) F. Hochstetter, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.
6) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. I. Hühnchen. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.
7) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien (*Lacerta, Tropidonotus*). in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893.
8) C. K. Hoffmann, in: H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. III. Abth. Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1888—1890.
9) —— Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. in: Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893.
10) —— Über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. I. Über die Blutbildung auf dem Dottersack der Selachii. in: Verhandelingen der koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. 2. Sectie. Deel III. 1893.

11) W. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. in: Verhandelingen der koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Bd. XXII. 1882.

12) —— Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. in: Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

ao Aorta,
ao' Aorta, eine Spinalarterie abgebend,
a.o.c Arteria aorta caudalis,
a.o.m Arteria omphalo-mesenterica,
a.s Arteria spinalis,
bs Blutsinus,
c Cölom,
cc Cardiocoel,
ch Chorda,
cl Kloake,
com Kommissur,
d Darm,
d.ch Ductus choledochus,
d'ch Einmündung des Ductus choledochus im Darm,
d.C Ductus Cuvieri,
d'C Fortsetzung des Ductus Cuvieri in die Vena cardinalis anterior,
ds Dotterstrang,
d's Einmündung des Dotterstranges im Darm,
endot Endothelium,
epid Epidermis,
gb Gehörbläschen,
gw Gehirnwand,
hh Hinterhirn,
2.hw zweite Hypoglossuswurzel,
i Interrenalorgan,
1.Ka erste Kiemenarterie,
1.Kb, *2.Kb* etc. erster, zweiter Kiemenbogen etc.,
1.Kh, *2.Kh* etc. erste, zweite, dritte Kopfhöhle von VAN WIJHE,
1.Ks, *2.Ks* erste, zweite Kiemenspalte,
1.Kt erste Kiementasche,
l.l linke Leberausstülpung,
m Myotom,
m.l mittlere Leberausstülpung (Anlage des Ductus choledochus und der Gallenblase),
mk Medullarkanal,
myoc Myocardium,
n Nephrostom,
nh Nachhirn,
2.os zweites Occipitalsegment,
2.ov zweite Occipitalvena,
p Pankreasausstülpung,
panc Pankreas,
r.l rechte Leberausstülpung,
r.m Radix mesenterii,
sc Splanchnocoel,
sch Subchorda,
sd Schwanzdarm,
sg Segmentalgang,
sgc Segmentalkanälchen,
sgc' siehe die Erklärung auf Taf. XII Fig. 12,
som Somatopleura,
sp Seitenplatte,
spl Splanchnopleura,
v.c.a Vena cardinalis anterior,
v'c.a Anfang der Vena cardinalis anterior im Kopf,
v.c.p. Vena cardinalis posterior,
v.m Vena mesenterica,
v.o.m.d V. omphalo-mesenterica dextra,

v.o.m.d' Vena omphalo-mesenterica dextra, bei ihrem Übergang in die Leber,
v.o.m.i V. omphalo-mesenterica impar,
v.o.m.s V. omphalo-mesenterica sinistra,
v.o.m.s' Vena omphalo-mesenterica sinistra bei ihrem Übergang in die Leber,
v.s Vena subintestinalis,
v.s.c Vena subintestinalis caudalis,
v.sp Vena spinalis,
4.v vierte Hirnhöhle,
VII.VIII Nervus acustico-facialis,
IX Nervus glossopharyngeus.

Fig. 1—5. Fünf Querschnitte durch einen Embryo von *Acanthias vulgaris* von 16 mm. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 6—8. Drei Querschnitte durch einen Embryo von 22 mm Länge. Fig. 6 liegt am meisten caudalwärts. × in Fig. 7 zeigt die Stelle, wo ein Paar Schnitte weiter kopfwärts der Ductus choledochus im Darm ausmündet. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Embryo von 23 mm Länge. Vergr. $^{65}/_{1}$.

Fig. 10—11. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von 16 mm. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 12—13. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von 21 mm Länge. Vergrößerung $^{50}/_{1}$. *sgc'* in Fig. 12 abortives Segmentalkanälchen hinter der Stelle, wo der Segmentalgang sich der Kloakenwand anlegt.

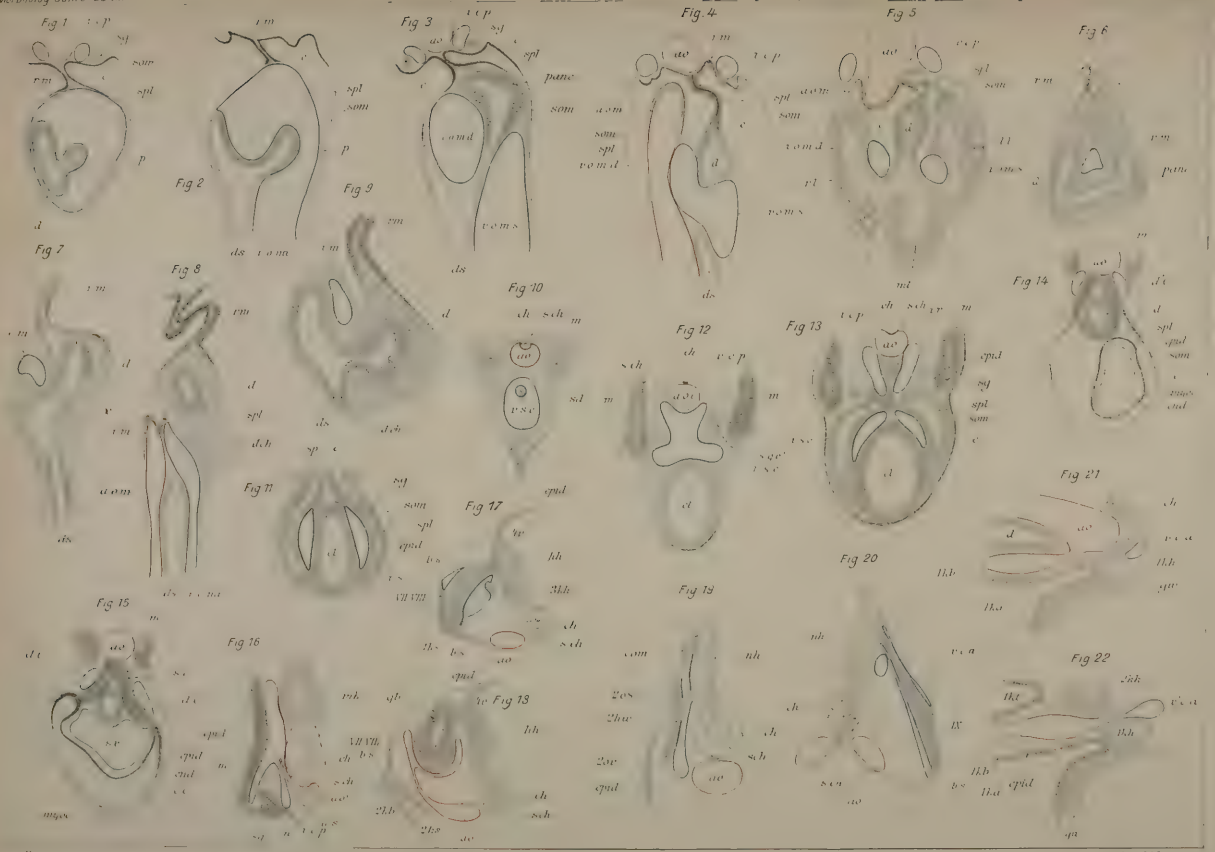
Fig. 14—15. Zwei Querschnitte durch einen Embryo, bei welchem die erste, zweite, dritte und vierte Kiementasche offen stehen, die fünfte noch geschlossen ist und die sechste sich angelegt hat. Vergr. $^{50}/_{1}$.

Fig. 16. Querschnitt durch das 14. Rumpfsegment eines Embryo mit fünf offenen Kiemenspalten und die sechste in Begriff durchzubrechen. Vergr. $^{65}/_{1}$. (Kombinirt aus drei auf einander folgenden Schnitten.)

Fig. 17—18. Zwei Querschnitte eines Embryo, bei dem die erste, zweite und dritte Kiementasche offen stehen, die vierte und fünfte noch geschlossen sind. Vergr. $^{75}/_{1}$.

Fig. 19—20. Zwei Querschnitte durch denselben Embryo als Fig. 15. Verg. $^{65}/_{1}$.

Fig. 21—22. Zwei Längsschnitte durch einen Embryo mit zwei offenen Kiementaschen, die dritte und vierte noch geschlossen. Vergr. $^{65}/_{1}$. (In Fig. 22 hat der Schnitt die laterale Wand der zweiten Kopfhöhle gerade getroffen, erst auf dem folgenden Schnitt zeigt sich deutlich die Höhle.)



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten.

Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung

von

Georg Ruge
in Amsterdam.

Mit Tafel XIII—XIV und 31 Figuren im Text.

Das grobe Gefüge des lumbo-sacralen Nervengeflechtes ist beim Menschen einem größeren Wechsel unterworfen. Die Gestaltungen am Geflechte werden mannigfach dadurch abgeändert, dass Nervenstränge verschieden weit vom Achsenskelette oder verschieden oft zusammentreten, um nach einer Strecke gemeinsamen Verlaufes sich in wechselvollster Weise wieder aufzulösen. Die Formen gewinnen andererseits ihr individuelles Gepräge durch den Umstand, dass ein Spinalnerv hier dem Geflechte sich hinzugesellt, dort von demselben ausgeschlossen bleibt. Individuelle Schwankungen dieser Art stellen sich am oralen und am aboralen Randtheile des lumbo-sacralen Geflechtes nicht selten ein. Sie beeinflussen die Zusammenstellung des Geflechtes und rütteln an der Vorstellung von der Unabänderlichkeit eines Nervengeflechtes. Andere Momente sprechen noch lebhafter zu Ungunsten einer solchen Vorstellung, ja bringen dieselbe zu Fall.

Die aus dem Geflechte sich loslösenden Nervenstränge, welche bestimmte Namen tragen, leiten sich bei verschiedenen Individuen nicht immer aus den gleichen Spinalnerven her: sie stellen sich dann als anders geartete Gebilde dar. Hierzu kommt, dass Nerven,

welche normalerweise aus dem Geflechte als gut abgegrenzte Stränge sich loslösen mögen, zuweilen nicht bestehen. Der gangbaren schematischen Eintheilung geschieht dann Abbruch, und es kann schwierig werden, am Objekte sich zurechtzufinden. Derartige Inkonvenienzen tauchen beim Bestreben auf, einen N. ileo-hypogastricus oder N. ileo-inguinalis zu bestimmen, einen N. genito-femoralis oder einen N. cutaneus-femoris-lateralis in der Nähe des Geflechtes scharf abzugrenzen.

Die individuellen Unregelmäßigkeiten, welche dem menschlichen Anatomen am Plexus lumbo-sacralis bekannt sind, treten in gleicher Weise bei Thieren auf, so dass sie etwa nicht nur für eine Abtheilung etwas Specifisches vorstellen. Sie sind im Gegentheile allenthalben typische Merkmale für den Plexus, so dass dieser selbst als Ganzes die Mängel trägt, welche deutlichst an jeder Stelle seines Gefüges sich offenbaren. Markanter heben die Unzulänglichkeiten beim Vergleiche der Geflechte verschiedener Thierformen sich hervor; denn das gesammte Gefüge kann hier und dort aus ganz anderem Materiale aufgeführt sein. Was bei verschiedenen Individuen einer Species an Theilen sich nachweisen lässt, dehnt sich beim Vergleiche mehrerer Abtheilungen über das gesammte Gebilde aus. Zieht man dabei in Betracht, dass der Plexus bei niederen Organismen oft eine einfachere Gestaltung annimmt, so verliert man den Glauben an dessen morphologischer Vollwerthigkeit. Das Geflecht ist für die Nerven, die es bilden, nichts Essentielles. Das geflechtartige Gefüge der Nerven ist ein Symptom anderer, wichtigerer Erscheinungen und ist vor allen Dingen durch eingreifende Verlagerungen im Endgebiete seiner Komponenten zu Stande gekommen. Die Plexusbildung zunächst lediglich als die Folge bezw. Begleiterscheinung der Verschmelzung einer Anzahl ursprünglich getrennter Somiten aufzufassen (vgl. Eisler. 1892. pag. 86), ist unzulässig: denn aus einer einfachen Verwachsung von Somiten entsteht noch kein Plexus. Verschiebungen von Endgebieten oder von Theilen dieser gegen einander sind erforderlich, um die Nerven zu einer Überkreuzung, zum geflechtartigen Gefüge zu veranlassen. Für die Geflechte, deren Nerven den Gliedmaßen zueilen, haben Gegenbaur, Fürbringer etc. die Verschiebung der letzteren längs der Wirbelsäule verantwortlich gemacht. Bringt man die Verschiebungen zwischen den Bestandtheilen der Gliedmaßen mit in Betracht, so sind wohl die vornehmsten Faktoren hervorgehoben. Dass die Verschiebungen von verschmolzenen Somitentheilen in den Nerven noch

erheblichere Durchkreuzungen zuwege bringen werden, ist verständlich.

Aus der individuellen Verschiedenheit des Endgebietes leiten sich Variationen am Plexus her. Sind die ersteren erkannt, so ertheilen sie wohl auch über letztere Aufschluss. Sind feste begründbare Grundanschauungen für die Beurtheilung der Nervengeflechte von anderer Seite her gewonnen, so wird man aus individuellen Variationen am Nervengeflechte, wie es Eisler (1892) anstrebt, Mancherlei herleiten können. So reich aber sonst auch die Geschichte eines jeden Nervengeflechtes an interessanten Daten sein mag, so können letztere allein doch nichts Bestimmtes von dem Wesen der Nerven, die in es eingehen, melden. Desshalb ist es bedenklich, von Erscheinungen am Plexus allzu weitgehende Schlüsse über Zustände zu ziehen, welche mit der peripherischen Verbreitung im Zusammenhange sind. Fortschreitende Erkenntnis von der Natur der lumbalen und sacralen Spinalnerven werden nun, wie ich glaube, durch solche Forschungen gewonnen werden können, bei denen keine Rücksicht auf die Geflechte als solche genommen, diese vielmehr in ihre Elemente aufgelöst worden sind, bei denen es zur Aufgabe geworden ist, festzustellen, zu welchem Haut- und Muskelgebiete ein jeder Spinalnerv seine Äste entsende. Man bestimme die individuellen Schwankungen der Innervation eines und desselben Muskels sowie diejenigen von abgegrenzten Hautgebieten. Ist dies für den Menschen und thierische Organismen geschehen, so werden vom geschaffenen Boden aus weitere Ausblicke sich eröffnen, wobei die Ursachen sowohl für die individuellen Variationen als auch für die Verschiedenheiten verwandter Arten erkennbar werden.

Diese Untersuchungen deuten auf das mir vorschwebende Ziel, ohne es zu erreichen, sind aber Vorbereitungen und Anregungen hierzu. Sie bringen andere Fragen in Kurs, gehören aber eigentlich nur in den Rahmen vorhergegangener Publikationen, welche Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes der Primaten haben sein sollen.

Fast alle Beobachtungen, welche diesem Aufsatze zu Grunde liegen, sind vor Jahren angestellt worden. Der damals fertige Text wurde gänzlich umgestellt, weil die Anschauungen sich erweiterten. Die Aufsätze über Hylobatiden, Prosimier und Primaten sind inzwischen erschienen. Menschliche Zustände waren Anfangs mit in den Kreis ausführlicher Besprechung gezogen worden. Dann wurden sie jedoch von anderer Hand bearbeitet, so dass ich glaubte,

auf die Einrichtungen beim Menschen des Speciellen nicht eingehen zu brauchen. Da mittlerweile die Litteratur durch neue, z. Th. recht gute Untersuchungen bereichert ist, so habe ich mich veranlasst gesehen, Angaben mannigfaltigster Art hier einzuflechten.

Für die Unregelmäßigkeiten an den lumbo-sacralen Nerven und deren Geflechtbildungen finde ich Aufschluss in dem Processe jener Verkürzung des Rumpfes, bei deren Befürwortung die symptomatischen Geflechtseinrichtungen selbst wieder als wesentliche Erscheinungen auftreten.

Reduktionen um metamere Abschnitte am Rumpfe äußern sich am Achsenskelette in der Zahl präsacraler Wirbel, deren Mehrheit einer Minderzahl vorausgegangen ist. Die metamere Verkürzung tritt an den lumbo-sacralen Spinalnerven dadurch in die Erscheinung, dass gleichzeitig mit der Verschiebung des Beckengürtels längs der Wirbelsäule in oraler Richtung diejenigen Spinalnerven, welche anfänglich dem Rumpfe allein zugetheilt gewesen sind, Beziehungen zur Extremität erlangen, um allmählich vollständig in dieselbe aufgenommen zu werden. Einander homologe Spinalnerven zeigen demgemäß in ihren Endgebieten bei verschiedenen Organismen oft den denkbar größten Wechsel: denn der gleiche Spinalnerv versorgt hier z. B. Hautstrecken des Rumpfes, dort aber solche der hinteren Extremität. Einander homologe, d. i. der Reihe nach gleiche Spinalnerven beherrschen hier Muskeln der Bauchdecken, dort Muskeln der Gliedmaße. Mit der Verschiebung des hinteren Extremitätenpaares in oraler Richtung greift das Integument vom Rumpfe auf letzteres über, werden Muskeln der Gliedmaße aus denjenigen Myomeren gebildet, in deren Niveau letztere zu liegen kommen. Trifft solches aber zu, so verfällt jene alte eingewurzelte Anschauung, dass Anomalien bloß im Verlaufe der Nerven vom Centrum zur Peripherie vorkommen. Dies von Voigt (1864, pag. 10) so formulirte Gesetz verträgt sich nicht mit diesen Anschauungen. Bleibt die vom Rumpfe auf die Gliedmaße fortgesetzte und fortdauernde Bewegung für das Integument eben durch stattfindende Verschiebungen ohne Weiteres verständlich, so begegnet man bei der am Muskelsysteme auftretenden Wandlung Schwierigkeiten, da äußerlich gleich geformte und unter Umständen gleich funktionirende Muskeln wegen ihres Zusammenhanges mit ganz verschiedenen Spinalnerven nicht homologe, ihrem Wesen nach nur anders geartete Gebilde sein können. Und dies muss nicht allein für die Muskulatur bei einander ferner stehenden Organismen, sondern auch für die Organe

verschiedener Individuen derselben Species, ja zuweilen für die antimeren Muskeln desselben Individuums seine volle Geltung haben. Diese Erscheinung wird bei der Annahme verständlich, dass die in den einzelnen Myomeren liegenden Keimstätten die Fähigkeit in sich tragen, bei gewissen formativen Reizzuständen nachzubilden, was ihre Nachbarn einst geformt haben, um dann auch an ihre Stelle zu treten. Dieser Vorgang von Nachbildung vollzieht sich so allmählich, wie die Gliedmaßen nur langsam in mehr oral gelegene Distrikte sich hineinschieben. Die Fähigkeit der Myomere zu jener formativen Imitation wird durch die Wahrnehmung etwas anschaulicher gemacht, dass Gliedmaßenmuskeln höherer Thiere meistens diplomere oder gar polymere Zusammensetzung haben, dass, indem also mindestens zwei Myomere an ihrem Aufbaue sich betheiligt haben, das eine derselben über das andere das Übergewicht hat gewinnen und dasselbe schließlich ganz hat verdrängen können. Auf diese Weise verstehen wir leicht, wie das eine Segment durch das andere übernommen werden kann. Desswegen aber, weil ein früher ganz unbetheiligtes Myomer bei jenen umgestaltenden Bewegungen im Körper an der Bildung eines bestimmten Muskelindividuums thatsächlich Antheil zu nehmen vermag, muss eben die Annahme einer den myomeren Keimstätten inne wohnenden imitatorischen Bildungsenergie zu Recht bestehen bleiben.

Mit dem Begriffe der imitatorischen Homologie oder der Parhomologie (Max Fürbringer) sind jene Übereinstimmungen an Muskeln und Hautnerven der Gliedmaßen gut gekennzeichnet. Die vergleichende Myologie wird in den Muskeln der Gliedmaße fast ausschließlich inkomplet homologe Gebilde finden. Ihre Aufgabe wird es sein, den Grad der spinalen inkompleten Homologie, die Verschiedenheiten des Aufbaues der einzelnen Organe festzustellen, dann aber unbehindert um bestehende imitatorische Homologien an der Vergleichbarkeit der Gebilde nach deren gleichen Lage, Anheftung und gleichen Habitus festhalten. Die habituellen Eigenschaften der Muskeln bleiben trotz deren verschiedenen Nervenbezüge im Einklange mit der bestimmten und bedeutungsvollen Funktion für den ganzen Organismus die gleichen. Da sehr ausgedehnte individuelle Schwankungen betreffs der spinalen Innervation der Muskeln bestehen, so erscheint es nicht rathsam, mit Höfer (1892, pag. 77) von »vollkommen homologen Nervenfasern« im Ulnaris und Medianus zu reden. Mit der Bestimmtheit des Ausdrucks wächst im Leser die Meinung, dass die bestehenden gewaltigen Bewegungen im Muskel-

und Nervengebiete nicht gekannt sind. Für die Vergleichung specieller Muskeln können wiederum die Nerven werthvoll sein, wenn sie auch bei den Objekten verschiedenen spinalen Ursprungs sind, da sie wie ihre Endgebiete die wichtigsten Eigenschaften auf imitatorischem Wege jeweilig wieder erworben haben. Es wäre unverständig zu glauben, dass nach dem Nachweise der Muskelparhomologien eine strenge Vergleichung der Muskulatur ausgeschlossen wäre. Das in letzter Zeit öfters erwähnte Beispiel der vom Medianus und Ulnaris innervirten Flexorenköpfe des Daumen (s. GEGENBAUR, 1890) zeigt, wie aus den Nerven geschlossen werden kann, dass entweder Medianus- oder Ulnarisgebiet an Territorium gewonnen habe.

Die Betheiligung verschiedener Myomere an der Bildung der Muskelindividuen lässt sich mit Sicherheit nur aus den Spinalnerven entnehmen; denn deren motorische Endgebiete, welche mit der frühen Sonderung der Muskelindividuen selbst den hohen Grad der Differenzirung dieser erlangen, sind in dieselben in der Regel ohne Grenzscheiden völligst aufgegangen. Es liegt hierin ein zwingender Grund zur Annahme, dass die imitatorische Umbildung im Plexusgebiete sehr frühen embryonalen Zeiten zugehöre; denn niemals z. B. sehen wir einen Gliedmaßenmuskel höherer Formen im Übergange zur Rumpfmuskulatur, was ja der Fall sein müsste, wenn beim Erwachsenen Muskeln des Rumpfes denen der Extremität sich assimiliren. Als embryonale Erscheinungen können die imitatorischen Umbildungen die Führung in der Umgestaltung des ausgebildeten Organismus natürlich nicht haben; sie sind vielmehr Folgezustände anderweitiger Vorgänge und erklären sich in ungezwungenster Weise als Anpassungen an jenen Process, welcher den Rumpf der Säugethiere langsam aber stetig um präsacrale Wirbel beraubt, ihn dadurch in den Zustand metamerer Verkürzung versetzt. Jene embryonal sich vollziehenden Umformungen im Muskelsystem erscheinen als Rückwirkungen eines am ausgebildeten Organismus wirksamen und komplicirteren Vorganges und zugleich als Anpassungen an andere embryonale Zustände, welche ebenfalls unter dem Einflusse der metameren Verkürzung des Rumpfes sich befinden. Unter ihnen äußert sich das in der Seitenrumpfmuskulatur oral sich verschiebende Gliedmaßenpaar ohne Frage am lebendigsten, da das Skelet die nächsten Beziehungen zum aktiven Bewegungsapparate unterhält. Müssen wir nun auch die embryonalen Veränderungen im Muskelsysteme als Consecutivzustände betrachten, so schreiben wir doch der Muskulatur des fertigen Organismus die Führerschaft im Verkürzungsprocesse

des Rumpfes zu, und zwar denjenigen Muskeln, welche vom Rumpfe caudalwärts zum Beckengürtel sich begeben. Statische Momente bilden eine bedeutsame Instanz bei jenen Umformungen. Ausführungen über diese Fragen finden sich auch im Aufsatze über den Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen (1892, pag. 186—191, 287—291, 305—310). Auch Eisler hebt jüngst die gegenseitige Abhängigkeit von Skelet, Muskulatur und Nerven hervor (1892, pag. 78); er ist geneigt, die Veränderungen am Plexus hauptsächlich von der Muskulatur, nicht aber vom Skelet herzuleiten.

Auf Grund des hier Vertretenen wird der Plexus lumbo-sacralis als geschlossenes Gefüge in der Reihe von Rr. ventrales der Spinalnerven etwa in ähnlicher Weise wie die fester an einander gefügten Sacralwirbel in der Reihe der übrigen Wirbel eine allmähliche Verschiebung in oraler Richtung erlitten haben. Spinalnerven, welche jetzt caudalwärts vom Plexus gefunden werden, haben einst zu ihm gehört (vgl. Rosenberg). Oral vom Geflechte gelegene Spinalnerven hingegen werden, wenn wir den Process der metameren Rumpfverkürzung uns noch im Flusse denken, über kurz oder lang in den Plexus lumbalis hineingezogen werden müssen. Oral gelegene Spinalnerven bilden die jüngeren, caudal gelegene die älteren Bestandtheile des Geflechtes. Letzteres ist daher oralwärts auch lockerer gefügt. Hier bleibt die Trennung der Nervenmaschen ohne Schwierigkeit ausführbar. Einzelne Spinalnerven sind hier auch nicht regelmäßig am Geflechte betheiligt. Diese Dinge decken sich mit der Vorstellung, dass Lendennerven genau denselben Typus wie die Intercostalnerven beobachten können; sind sie doch solche gewesen, eben so wie die reinen Gliedmaßennerven, die nach dem Typus von Intercostalnerven sich verhaltenden Lendennerven einst entsprochen haben. Langer führt in seinem Lehrbuche der Anatomie des Menschen den ersten Lendennerven auf den Typus thorakaler Gebilde zurück. Andere Autoren huldigen einer gleichen Annahme, welche jetzt wohl als allgemein gültig betrachtet werden darf. M. Holl behandelt auch den zweiten als derartig typischen Nerven (1879). Liegt in dieser Betrachtungsweise ein Fortschritt der Erkenntnis vor, so wird derselbe durch die gleichzeitige Annahme der genannten Autoren bedroht, dass Anomalien an den Lendennerven nicht existiren sollen, weil die Endramifikation der Nervenstämme an allen Individuen die gleiche sei. Wir sind vom Gegentheile fest durchdrungen: von der großen Veränderlichkeit der Nervenendgebiete, von stattfindenden Verschiebungen der Muskulatur und des Integumentes in der Gegend

der Extremität. Die von Paterson (1889, pag. 285) dargelegte Ansicht, dass die lumbalen Nervenwurzeln den ganzen Intercostalnerven gleichzusetzen seien, ist für uns eine geläufige Vorstellung.

In caudaler Richtung wird die Verwebung der Plexusnerven unter einander inniger, so dass eine Auflösung des Geflechtes in seine Bestandtheile auf präparatorischem Wege oft unausführbar bleibt. Dies gilt für die gröberen wie feineren Verflechtungen. Die nunmehr caudalwärts vom Plexus lumbo-sacralis befindlichen Spinalnerven sind früher Extremitätennerven gewesen. Sie werden bei allen denjenigen Formen, bei welchen die Extremitäten sich so innigst wie bei den Säugethieren in die Seitenrumpfmuskulatur eingebürgert haben, auch Eigenschaften aus früherer Zeit bewahren können. Geflechtsbildungen trifft man bei ihnen an; einfache Segmentation der Muskulatur vermisst man häufig in ihren Gebieten. Eisler (1892) hebt denn auch als ein wichtiges Argument für eine proximalwärts sich vollziehende Verschiebung im Plexus hervor, dass distal von diesem kein Somit mehr unbescholten auftrete. Eisler hätte diese Äußerung allein auf die Objekte, welche ihm bekannt waren, beziehen sollen, um sie vorwurfsfrei zu lassen. Der allgemeine Schluss indessen trifft weit über das Ziel hinaus, indem es heißt: Wäre die distale Extremität schon einmal über den Rumpf caudalwärts verschoben worden, so besäße der Rumpf eine Segmentirung nicht mehr. Es wird hierbei übersehen, dass Wirbelthiere existiren, bei denen die Beziehungen der Extremität zur Seitenrumpfmuskulatur nicht so enge sind wie bei den Säugethieren, und die Segmentirung des Rumpfes desshalb nicht in dem Grade abhängig sein kann von den Extremitäten wie beim Menschen. Die große Bedeutung jener Aussage, falls sie eben stichhaltig wäre, sollte vor Verallgemeinerungen auf dem Gebiete vergleichender Myologie, ohne sehr breite Basis gewonnen zu haben, warnen. Eisler's Bemerkungen über die Hypothesen der Herkunft der Gliedmaßen sind in gleicher Weise unvorsichtig, da ein ganz anderes Beweismaterial hätte herbeigeschafft werden müssen, als zur Verfügung stand (cf. 1892, pag. 87). Auch die von Paterson (1889) verneinenden Äußerungen über etwaige Herkunft der Gliedmaßen basiren auf viel zu schwachem Boden, um eine allgemeine Anerkennung jemals erzielen zu können.

Die Annahme einer Verschiebung des hinteren Gliedmaßenpaares, mithin des Plexus lumbo-sacralis in cranialer Richtung, findet mehr und mehr Eingang. Eine derartige Verlagerung ist für einige Säuge-

thierabtheilungen bekannt geworden, was die Ansicht zu nichte macht, dass sie nur bei wenigen Formen vorliege. Paterson (1889) lässt die Verschiebung in cranialer Richtung nur für Cuscus, Asinus und Homo gelten, während für andere Formen eine entgegengesetzte Verlagerung angenommen wird. Was man hiernach von der Einheitlichkeit der Entwicklung und Umwandlungen denken soll, ist schwer formulirbar. Allzu weitgehend und vorwegnehmend ist die Meinung, nach welcher die Verschiebung bei allen Wirbelthieren in proximaler Richtung erfolge (Eisler 1892, pag. 71). Alle Wirbelthiere sind daraufhin nicht untersucht; und die Natur zeigt oft einen seltsamen Reichthum ihrer Erzeugnisse! Zustände, die bei Fischen bekannt geworden sind (v. Davidoff), werden übersehen, und die Forschung, welche ihr Werk noch nicht vollendet hat, wird als abgeschlossen ausgegeben. Darin liegt eine Gefahr; denn alle die Gliedmaßen berührenden Fragen sind zu mannigfaltig und komplicirt, als dass vom Standpunkte, den die Kenntnis der menschlichen Anatomie einräumt, über sie abgeurtheilt werden kann.

Anregende Gedanken über die gleichzeitig mit der Extremitätenverschiebung einhergehenden Umwandlungen im Muskel- und Nervensystem sind vor Allem von Fürbringer und E. Rosenberg geäußert worden. Ausführungen und theilweise Erledigungen auf dem lange Zeit dunklen Gebiete verdanken wir aber M. Fürbringer. Er brachte die Fragen in Fluss; und seit dessen hervorragenden Publikationen machte man sich ganz allmählich mit bisher ungeahnten Vorgängen im Gebiete des Muskel-Nervensystems vertrauter. Erfreulich war der beginnende Ausbau der Fragen durch frühere Arbeiten von Vetter, Solger, v. Davidoff's u. A.; erfreulich sind einige neuere, Fortschritt bringende Arbeiten von Paterson, so weit er die typische Anordnung der Nerven des Plexus behandelt, von Herringham, Eisler u. A. Letzterer bringt, indem er sich auch nur theilweise auf den Rosenberg-Fürbringer'schen Standpunkt stellt, bereits sehr werthvolle Beiträge zur Lehre des menschlichen lumbo-sacralen Nervengeflechtes. Dieses ist in den letzten Jahren mehrfach Gegenstand eingehender Studien gewesen. Außer Paterson und Eisler haben z. B. Potocki, Asp Neues feststellen können.

M. Fürbringer, welcher die Materie am tiefsten durchdrang, gab allgemeinere Gesichtspunkte und legte die gesetzmäßigen Vorgänge bei metameren Umformungen der Muskulatur und der Plexuswurzeln der Gliedmaße klar. In der »Morphologie und Systematik der Vögel« findet sich eine Darlegung des von M. Fürbringer ein-

genommenen Standpunktes. Durchdrungen von der Wahrheit der Annahme, dass eine Kontinuität von Muskel und Nerv stets bestanden habe, erblickt Fürbringer in der Muskelinnervation das gewichtigste und unentbehrlichste Mittel zur Bestimmung der Muskelhomologien. Hierin fühlt er sich solidarisch mit der von Gegenbaur vertretenen Anschauung. Die Begriffe der Diplo- und Polyneurie, der Mono- und Pleiomerie der Muskeln sind durch Fürbringer festgelegt; mit ihnen können wir sicher operiren und durch sie stets das Wesen des behandelten Objektes bezeichnen. Die Thatsache selbst, dass Muskeln durch mehrere Spinalnerven versorgt zu werden pflegen, ist seit lang her bekannt gewesen. Die Erkenntnis, dass eine komplete Homologie zwischen Muskeln der Gliedmaßen nur äußerst selten besteht, hat sich schon aus den Untersuchungen am Plexus brachialis der Vögel ergeben. Die Muskeln unterliegen nämlich, sobald sie als diplo- oder pleiomere Gebilde sich gestalten, unendlich zahlreichen Variationen. Diese sind individueller, selbst antimerer Natur. Gewichtigere Variationen der Muskeln von Arten, Gattungen und Familien hängen mit der metameren Umbildung des Plexus aufs unmittelbarste zusammen. Für das Verständnis jener Umbildungen hat Fürbringer bedeutsame Winke gegeben. Sicher ist der betretene Weg ein lohnender gewesen; denn er gewährte weite Aussichten. Das Ende des gewiesenen Weges indessen ist noch nicht erreicht. Die Correlationen zwischen der Verschiebung des Plexus und derjenigen der Extremitäten längs des Achsenskelettes sind von Fürbringer als nur entferntere deutlichst erkannt; gehen beide doch nicht immer streng neben einander her. Dass aber eine Correlation wirklich bestehe, ist durch Eisler's Beobachtungen neuerdings wieder bekräftigt: denn bei 22 Plexus, in denen der N. furcalis verlagert oder verdoppelt sei, bestehen 16mal Anomalien der Wirbelsäule, indess für 105 normal gebildete menschliche Lendengeflechte nur neun Abweichungen am Achsenskelette wahrnehmbar seien (1892, pag. 80). Der Begriff der imitatorischen Homologie oder der Parhomologie ist von Fürbringer in glücklichster Weise gewählt; er bleibt selbst und vor Allem anwendbar auf diejenigen Muskeln verschiedener Individuen, welche bei successiver innerer Umbildung gleiche Funktion und Gestalt bewahrt, aber allmählich aus ganz anderen Nervengebieten sich aufgebaut haben. Der angestrebte Nachweis ontogenetischer Verschiebungen des Plexus bei Anser ist für mich nicht überzeugend; denn ein jeder ontogenetische Befund darf nach meiner Ansicht nicht als ein transitorischer angesehen

werden; er ist vielmehr auf dem Nerven-Muskelgebiete als die früheste Anlage des auch beim erwachsenen Individuum erscheinenden variablen Einzelbefundes zu betrachten. Es bleiben aber die Fälle einschlägiger Beobachtungen für die Plexusverschiebungen als solche von größtem Werthe. Der Versuch, die histogenetischen Vorgänge aufzudecken, sowie vielerlei feine Bemerkungen erheben neben dem angegebenen Reichthume fördernder Ideen die Untersuchungen des Autors auf eine so hohe Stufe, dass nach meiner Überzeugung nur durch den direkten Anschluss an FÜRBRINGER's Lehren ein Fortschritt auf unserem Gebiete ermöglicht ist, ein noch zu erhoffender Fortschritt, da eine große Summe ungelöster Fragen in dem Lichte jener Erkenntnis vor unseren Augen sich erhebt. Ein Ausbau der Lehre wird auf Grund neuer Beobachtungen nach FÜRBRINGER's eigenen Angaben möglich sein. Meine Vorstellungen von den betreffenden Umwandlungen decken sich in allen wesentlichen Punkten mit denen FÜRBRINGER's. Dies schließt nicht aus, eigens gewonnene Anschauungen in eigener Art zu begründen.

Die Anpassungsfähigkeit, welche die Veränderungen im Nerven-Muskelgebiete bedingt, liegt in den Endapparaten, in der Muskulatur. Die Nerven als solche sind der Anpassungen, der primären Umänderungen, nicht fähig. In diesem Sinne bezeichnete M. FÜRBRINGER das Nervensystem als das konservative, den geringsten aktiven Anpassungen unterworfene Organsystem. FÜRBRINGER's Anschauung verträgt sich natürlich ausgezeichnet mit der Überzeugung, dass in den Nerven selbst große Umwandlungen als Consecutiverscheinungen sich vollziehen können. Wandlungen in Lagerung, Struktur und Volum der Nervenstränge sind nämlich die Folgezustände der adaptiven Veränderungen in der Peripherie. Wie fein aber die Nerven auf letztere auch reagiren mögen, so bleiben sie doch immer nur die Verbindungsfäden zwischen Peripherie und Centrum, und einzelnen Nervensträngen ist als solchen wohl nur sehr selten anzusehen, was in ihrer Peripherie sich ereignet hat. EISLER's Vorstellungen von der Wechselwirkung zwischen Nerv und Endorgan dürften etwas idealisirt sein, denn es heißt: »Im Übrigen sehe ich in den Nerven gerade dasjenige Organsystem, welches empfindlicher und darum deutlicher als alle anderen schon die geringsten Veränderungen im Aufbau der Organismen wiederspiegelt« (1892, pag. 76). Hiervon ganz abweichende Meinungen sind oftmals geäußert worden. Neuerdings führt W. HÖFER (1892) Innervationsschwankungen in Muskelgebieten von Hand und Fuß auf Verlaufs- und Lageveränderungen von

Nervenfasern zurück. Tiefe Nervenbahnen sollen oberflächliche sogar im Kampfe um Muskelgebiete verdrängen. Den Nervenbahnen wird die Hauptrolle bei sehr wichtigen aktiven Umwandlungen zugeschrieben. Diese Meinungen werden gegen gut motivirte Anschauungen anderer Autoren ausgespielt und stützen sich dabei auf Ansichten von Cunningham, Brooks und Bardeleben. W. Höfer's Mittheilungen zeigen höchstens, dass vikariirende Verhältnisse zwischen der Stärke verschiedener Nervenstränge (N. medianus und N. ulnaris) bestehen können, dass diese, wie natürlich, durch Anlagerung von Nervenbündeln an den Medianus oder den Ulnaris zu Stande kommen. Das ist nichts Neues. Es sind dies Variationen im Verlaufe von Nervenfasern ohne Betheiligung der mit ihnen verbundenen Muskeln. Sobald es sich aber um topographisch völlig verschieden sich verhaltende Nervenendgebiete handelt, um Muskeln, welche ihre Nerven aus eigenen, differenten Bahnen beziehen; so kann man nicht mehr von einfachen Faserumlagerungen an diesen oder jenen Nervenstrang sprechen. Wir stimmen Gegenbaur (1890) zu, welcher für den von Höfer angeführten Fall die Lösung gefunden hat, und bringen in diesem Aufsatze eine Summe neuer Thatsachen zur Sprache, die auch ihr Recht fordern.

Grenznerven von Rumpf und Gliedmaſse.

Der Grad von Indifferenz eines zu bestimmten Muskel- oder Hautgebieten ziehenden Extremitätennerven lässt sich aus der spinalen Zusammensetzung entnehmen. Ein derartiger Nerv ist um so primitiver, je weiter caudalwärts liegende Spinalnerven ihn zusammensetzen. Wir besitzen in dieser Erkenntnis eine Handhabe, vergleichend - anatomische Beobachtungen bezüglich der Rangstellung zu beurtheilen. Es steht zu erwarten, dass große Verschiedenheiten an den lumbalen Nerven der Primaten auftreten und dass es nicht gestattet sein kann, die menschlichen Verhältnisse überall zum Ausgangspunkte der Betrachtungen und der Bezeichnungen des Nerven zu nehmen.

Die Verschiebungen am Integumente sowie die imitatorischen Umwandlungen in der Muskulatur vollziehen sich an der ganzen Extremität in ununterbrochener und allenthalben übereinstimmender Weise. Sie finden an der Grenze gegen den Rumpf ihr natürliches Ende. Die Grenze von Rumpf und Extremität ist von besonderem Interesse, da hier die Bestandtheile des ersteren aus einem einfachen

Verhalten in das komplicirtere der letzteren übergehen. Es ist desshalb erwünscht, die Spinalnerven sowohl für die letzten Muskelabschnitte des Rumpfes, welche an den Beckengürtel anschließen, als auch für die distalen Hautstrecken des Rumpfes zu bestimmen. In gleicher Weise wären diejenigen Spinalnerven festzustellen, welche zu den proximalen Gebieten der Extremität, zu deren Haut sowie zu deren Muskulatur sich begäben. Diese »Grenznerven« von Rumpf und Gliedmaße geben die beste Orientirung über das wechselseitige Tempo der Umwandlung in der Muskulatur und am Integumente der verschiedenen Organismen. An jene Grenznerven, welche dem Plexus gewöhnlich noch nicht innig einverleibt sind, folgen in distalem Anschlusse Nerven des Plexus lumbo-sacralis, deren Eigenschaften hier ebenfalls Verwerthung finden.

Die motorischen Grenznerven von Rumpf und Extremität sind entsprechend ihren Endorganen je gegen den benachbarten Körperabschnitt scharf abgesetzt. Als Hautnerven hingegen sind die Grenzgebilde nicht immer allein auf die Extremität oder auf den Rumpf angewiesen. Ein Hautnerv vermag Äste zu beiden Abschnitten zu entsenden. Dies entspricht dem Übergange der Integumentalstrecken letzterer in einander.

Motorische Grenznerven.

Die Muskeln der Bauchdecken empfangen durch Rami ventrales thoraco-lumbaler Spinalnerven die letzten am Rumpfe verbleibenden motorischen Elemente. Genauere Beobachtungen liegen über die distalen Innervationsverhältnisse am M. rectus thoraco-abdominalis (Morphol. Jahrbuch. 1892) vor. Vereinzelt sind solche über die Mm. obliquus int. et transversus. Da letztere oftmals Äste von einem noch weiter caudal gelegenen Spinalnerven empfangen als der M. rectus, so sind umfassendere Daten hierüber erwünscht. Solche wurden jedoch bei früheren Zergliederungen oftmals nicht aufgenommen, da das Interesse seiner Zeit anderen Dingen galt.

Aus der folgenden Zusammenstellung gewonnener Befunde ersehe man zugleich die Wahl des bearbeiteten Materials. Die Angaben dieser Tabelle beziehen sich auf die motorischen sowie die sensiblen Nerven der Grenzstationen an Rumpf und Gliedmaße.

	Letzter, zum Musculus		Thoraco-lumbale Spinalnerven für die folgenden Muskeln:				Anzahl der thoraco-lumbalen Wirbel
	rectus abdominis ziehender thor.-lumb. Spinalnerv	obliq. int. et transvers. abdominis ziehender thor.-lumb. Spinalnerv	M. pectineus	M. sartorius	M. psoas	M. iliacus	
Cynocephalus mormon							
a) - - -	16.	—	—	—	—	—	—
b) - -	16.	—	—	—	—	—	20
c) - -	14.	—	—	—	—	—	—
Inuus nemestrinus	15.	—	—	—	15. 16.	—	20
Ateles paniscus	14.	—	—	—	16.	—	18
Semnopithecus leucopr.	14.	14.	—	—	—	—	19
Cynocephalus sphinx	14.	14.	—	—	—	—	18
Cercopithec. radiat. (Fig. 7)	14.	15.	—	15. 16.	—	—	19
- -	14.	—	—	—	—	—	19
- *sinicus*	14.	14.	—	—	—	—	18
Hylobates syndact. (juv.)	14.	14.	—	15.	—	—	17
- -	13.	14.	15.	15. 16?	14.—16.	16.	18
- - (KOHLBRÜGGE, pag. 330)	13.	14.	—	—	17.—15.	—	18
Hylobates lar.	14.	14.	16.	15.	16.	—	—
- *leuciscus* (KOHLBRÜGGE)	13.	14.	—	—	—	—	—
Hylobates leuciscus	13.	14.	15.	15.	—	—	—
- *agilis*	14.	—	—	—	16.	17. 16.	—
- - (KOHLBRÜGGE, pag. 329)	14.	14.	—	—	—	17. 16. 15.	18
Gorilla ♂	14.	14.	16. 15.	15.	—	—	18
- ♀	12.	13. int.	15. 14.	14.	15. 14.	16. 15.	16
- (EISLER)	12.	13.	16.	—	15. mi. 14. ma	16. 15.	17
Chimpanse ♂	13. (14?)	14.	—	—	—	—	17
- ♀	13.	13.	—	—	15.	16.	17
- (CHAMPNEYS)	—	—	—	—	?13.	—	—
Orang a) ♂	12.	13. i.; 12. tr.	14.	15. 14.	**14.** 13.	**15.** 14.	16
- b) ♂ (Fig. 21)	12.	13. int.	14. 13.	13.	13.	15. **14.**	16
- ♂ (WESTLING)	—	—	—	—	14. 13.	—	17
Mensch							
Mädchen, 7 Tage	13.	—	—	—	—	—	—
Knabe, 4 Monate	13.	—	—	—	—	—	—
Fötus (15 cm Sch.-St.)	12.	—	—	—	—	—	—
Mädchen, 9 Monate	12.	13.	—	—	—	—	—
Knabe, 5 Tage	12.	13 + 14	—	—	—	—	—

		M. obl. ext. abd.	pectineus	sartorius	psoas	iliacus	
Nycticebus ♀ juv.	17.	19.	—	—	—	—	24
- grad.	18.	18.	20.	20.	21. 20.	—	23
Peridicticus Potto	18.	18.	—	—	22. 21.	—	23
Lemur nigrifrons	15.	15.	—	—	—	—	19
Galago	15.—14.	15.	—	17.	18. 17. 16.	—	19
Chiromys	12.	14.	—	16.	17. 16. 15.	—	19
Tarsius	14.	14.	—	—	17. 16. 15.	—	19
Avahis	13.	15.	—	—	{18.—16? {15. 13.	—	20

Das Innervationsgebiet der Bauchmuskeln kann bei Primaten noch bis zum 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven sich ausdehnen (Cynocephalus mormon). Im Gegensatze zu diesem Indifferenzstadium gelangt im specialisirtesten Verhalten der 12. Spinalnerv zum Beckenabschnitte des Musculus rectus oder des M. transversus. Dies tritt bei Anthropoiden und beim Menschen in die Erscheinung, und bei ihnen ist der Muskel im Vergleiche zum indifferenten Befunde bei Cynocephalus um eine Vierzahl von Segmenten verkürzt. Darin äußert sich die Reduktion der gesammten ventralen muskulösen Rumpfwand um caudalwärts gelegene Segmente. Die Anzahl von langsam verschwindenden distalen Rectussegmenten beläuft sich bei Halbaffen auf sechs. Bei ihnen hat auch das vom 13. thorakalen Spinalnerven versehene Segment sich als das letzte erwiesen, welches der Muskel einbüßen kann (Chiromys). Hingegen wurde der 18. thoraco-lumbale Spinalnerv im primitiven Verbande mit dem Muskel gefunden (Nycticebus). Das Anfangsstadium im Verkürzungsprocesse der ventralen Rumpfwand liegt daher bei Halbaffen weiter zurück als bei Primaten; das Endstadium befindet sich indessen bei beiden an gleicher Stelle. Der Entwicklungsgang ist in beiden Abtheilungen ein übereinstimmender.

Der schräge innere sowie der quer verlaufende Bauchmuskel erleiden innerhalb der Primaten ungefähr gleich große Einbußen an distalen Segmenten wie der M. rectus. Dies ist aus der Tabelle zu entnehmen, wennschon die Angaben unvollständig sind. Der M. rectus sowie die beiden breiten Bauchmuskeln verlieren oftmals während der distalen Segmentverkürzung gleich viele Bestandtheile. Wo es sich um Ungleichheit handelt, ist der M. rectus den breiten Muskeln vorausgeeilt. Das trifft zu für Cercopithecus radiatus, Hylobates, Gorilla, Orang, Mensch. Unter den drei breiten Bauchmuskeln ist der äußere schräge den beiden anderen in der Reduktion vorausgeeilt, so dass er beim Aufzählen der letzten motorischen Rumpfnerven nicht in Betracht kommt.

Der Verminderungsgrad des M. rectus um distale Segmente ist individuellen Schwankungen unterlegen. Während je ein Exemplar von Cynocephalus mormon und Gorilla mit zwei Muskelsegmenten versehen ist, welche je beim anderen vermisst werden, so erstreckt sich diese Art individueller Schwankung bei Hylobates syndactylus und beim Menschen nur noch über ein Segment. Je zwei Exemplare von Cercopithecus radiatus, Orang und Chimpanse zeigen im

Rectusbaue Übereinstimmung. Die Größe der individuellen Verschiedenheiten bei den einzelnen Species ist zur Zeit nicht anzugeben.

Auch an den beiden breiten Bauchmuskeln bestehen individuelle Variationen. Sie sind beim Chimpanse und beim Menschen beobachtet worden. Die segmentale Verkürzung der muskulösen ventralen Rumpfwandung, welche innerhalb der Primaten noch ziemlich lebhaft sich äußert, ist die Erklärung für jene individuellen Schwankungen. Der Process, welcher innerhalb der ganzen Abtheilung spielt, bethätigt sich noch bei einer jeden Species.

Alle Beobachtungen sprechen dafür, dass der Musc. rectus den breiten Bauchmuskeln in der Einbuße an Segmenten vorauseile. In keinem Falle ist das Gegentheil zu Tage getreten. Die Mm. obl. int. et transv. des Menschen können Beziehungen zu zwei Spinalnerven mehr als der M. rectus bewahren. Um ein Segment reicher als der Rectus sind die breiten Muskeln bei Cercopithecus radiatus, Hylobates syndactylus ♀, Hylobates leuciscus, Orang, Chimpanse ♂ und beim 9monatlichen Mädchen. Eine übereinstimmende Reduktion am Rectus und an den breiten Bauchmuskeln hat bei anderen Formen Platz gegriffen (Semnopithecus, Cynocephalus sphinx, Cercopithecus sinicus, Hylobates lar, Hylobates syndactylus juv., Gorilla ♂, Chimpanse ♀). Eine ähnliche Verschiedenheit im Verluste von Segmenten äußert sich am geraden und am äußeren schrägen Bauchmuskel der Prosimier. Letzterer Muskel trägt hier in der Regel mehr Segmente im distalen Abschnitte als der M. obl. int. und der M. transversus. Bei Nycticebus (♀ juv.), Chiromys und Avahis trägt der M. obl. ext. je zwei, bei Galago ein Segment mehr als der Rectus. Bei Nycticebus (grav.), Potto, Lemur und Tarsius sind die Muskeln übereinstimmend gebaut. Individuelle Variationen greifen auch in diesen Zuständen Platz, wofür die Befunde bei je zwei Exemplaren von Nycticebus und Hylobates syndactylus sich anführen lassen.

Wenn die an das Becken angreifenden Muskeln eine metamere Verkürzung des Rumpfes hauptsächlich mit einleiten helfen, so wird dem M. rectus diesbezüglich die größere Bedeutung zugesprochen werden dürfen, da er im eigenen Verluste seiner distalen Bausteine voranschreitet. Die günstigen, allzeit bestandenen Angriffspunkte am Os pubis machen eine Führerschaft des Muskels wohl verständlich. Die erst spät gewonnenen festeren Beckenverbindungen der breiten Bauchmuskeln rücken diese an zweite Stelle.

Die Gesammtmuskulatur der Bauchdecken ist, verglichen mit dem Achsenskelette, im metameren Verkürzungsprocesse sehr weit

fortgeschritten; denn der thoraco-lumbale Abschnitt der dorsalen Rumpfwandung besitzt mindestens drei Wirbel, in Folge dessen auch drei Spinalnerven mehr, als die ventrale Rumpfwand Reste von Myomeren aufweist (Hylobates syndactylus). Eine Mehrzahl von vier Metameren wird sehr oft gefunden (Cynocephalus mormon, Ateles, Cynocephalus sphinx, Cercopithecus sinicus, Chimpanse, Gorilla, Orang, Mensch). Fünf Spinalnerven finden sich in der dorsalen Rumpfwand mehr als in der ventralen bei Semnopithecus leucopr., Cercopithecus radiatus, Hylobates syndactylus und beim Menschen. Sechs dorsale Metameren mehr als ventrale sind bei einem Exemplare von Cynocephalus mormon gefunden worden.

Man ersieht, dass das Tempo der metameren Reduktion dorsal und ventral innerhalb der ganzen Abtheilung ein sehr unregelmäßiges ist. Gleiches kann auch innerhalb der Species auftreten. Dies trifft für Cynocephalus mormon zu, wo die individuelle Differenz zwei Segmente, für Hylobates syndactylus und den Menschen, bei denen diese je ein Segment beträgt. Die ebenfalls aus der Tabelle entnehmbare Erscheinung größerer Übereinstimmung im Tempo der dorsal wie ventral sich vollziehenden Reduktion um metamere Stücke (Gorilla) kann die Bedeutung jener Inkongruenzen, welche in der Regel an der dorsalen und ventralen Körperregion wahrnehmbar werden, nicht abschwächen. Wir folgern aus ihnen, dass keine sehr intimen Korrelationen zwischen beiden Wandungen des Rumpfes in Bezug auf dessen Umformungen bestehen, eben weil sie mit einander nicht gleichen Schritt halten. Korrelationen bestehen indessen, was aus der thatsächlich vor sich gehenden allmählichen und stetigen Abnahme der thoraco-lumbalen Wirbel bei den Primaten hervorgeht. Unter den untersuchten Formen zeichnen sich einige durch den Besitz von 20, andere durch den von nur 16 thoraco-lumbalen Wirbeln aus. Es können also vier derartige Wirbel fortgefallen sein. Unter den untersuchten Prosimiern sind Formen vertreten mit 24 und mit 19 thoraco-lumbalen Wirbeln, so dass also fünf Wirbel den Charakter von Lendenwirbeln aufgegeben haben können. Die Halbaffen setzen auch betreffs der Skeletumwandlung mit primitiveren Zuständen ein als die Primaten, ohne jedoch mit letzteren ein vom Ausgangspunkt gleich weit entlegenes Endziel zu erreichen. Da solches aber in Bezug auf die Bauchmuskulatur verwirklicht ist, so kommt wiederum die Erscheinung des Vorauseilens der ventralen metameren Reduktionen zum deutlichen Ausdrucke.

In jenem Korrelationsverhältnisse der Rumpfwände zu einander,

welches unter dem Einflusse allgemeiner Reduktionen besteht, bringt die muskulöse Ventralwand mehr als das Achsenskelet das Charakteristische zum Austrage. Unterliegen auch beide Wandungen des Rumpfes einer gemeinsamen metameren Verkürzung, so ist doch die vorauseilende ventrale Muskulatur als der mehr aktive Förderer der Verkürzung zu betrachten, während die von den muskulösen Einwirkungen am Achsenskelette sich herleitenden Äußerungen mehr als nachschleppende hervortreten. Ein Verband zwischen der Verschiebung des Beckens in oraler Richtung und der segmentalen Verkürzung der Bauchmuskeln besteht ohne Zweifel. Wie innig dieser Verband sei, bleibt schwer festzustellen. Der an dem Beckengürtel intensivst angreifende Musc. rectus thoracico-abdominalis ist auch am stärksten in Mitleidenschaft gerathen.

In gleicher Weise wie am Rumpfe lassen die motorischen Grenzgebiete an der Extremität sich angeben. Es handelt sich um die Feststellung der am weitesten kopfwärts befindlichen Spinalnerven derjenigen Muskeln an der freien Extremität, welche in engerem genetischen Verbande mit den Bauchdeckenmuskeln stehen. Der Sartorius und der Pectineus kommen hierbei in Betracht. Sie beziehen stets Äste von Spinalnerven, welche als erste der Gliedmaße zugetheilt sind. Wir lassen den subvertebralen M. psoas außer Acht, da er bei der komplicirteren Transformation von Rumpf- in Extremitätenmuskel keineswegs eine Hauptrolle spielt, vielmehr seinen eigenen Weg zieht. Man findet die verwerthbaren Daten auf der Tabelle pag. 318.

Fig. 1.

Lage des Nervus cutaneus femoris lateralis zu den vom 13. thorakalen Spinalnerven versorgten Musc. obliq. int. abdominis und M. sartorius. Der Hautnerv ist ebenfalls ein Ast des 13. thorakalen Spinalnerven. Orang. 1 : 2.

Der 13. thorakale Spinalnerv beherrscht beim Orang (Exemplar b) den Sartorius und entsendet außerdem Äste zum Obliquus internus, so dass also einem und demselben spinalen Nerven sowohl Muskeln des Rumpfes als auch solche der Gliedmaße zugehören. Diese beiden Muskeln berühren einander mit ihren Ursprungsbündeln am Darmbeine auf

das Unmittelbarste. Da zwischen diesen Bündeln der Ram. lateralis des 13. thorakalen Spinalnerven zur Haut gelangt, so zwingen verschiedene Momente zur Annahme, dass der Obliquus internus der Rumpf-, der Sartorius aber der Extremitätentheil eines und desselben Myomers sei. Über die Lagebeziehungen beider Muskeln und der betreffenden Nerven orientirt die Figur 1.

Ein und dasselbe Myomer ist bei Cercopithecus radiatus die Keimstätte für Rumpf- und Extremitätenmuskeln, für den Obliquus internus sowie den Sartorius, gewesen. Beide sind vom 15. thoracolumbalen Spinalnerven versorgt. Das 16. thor.-lumb. Myomer betheiligte sich aber auch am Aufbau des demnach diplomeren Sartorius; es ist das erste, der Gliedmaße allein zugehörende Muskelsegment. Die aus dem Verhalten der Fig. 1 sich ergebenden Schlüsse können mit gleichem Rechte auch aus der Fig. 7 gezogen werden; denn der Cut. femor. lat. tritt zwischen Bauchmuskeln und Sartorius als ein gleich diesen Muskeln segmentirter Nerv zur Fascie hervor.

In einem ähnlichen Verhältnisse steht der Pectineus zum Obliquus int. beim Orang (Exemplar b). Beide Muskeln enthalten Theile des 13. thorakalen Segmentes, indessen der Pectineus als diplomeres Gebilde auch solche vom 14. thor.-lumb. Myomer in sich fasst.

Beim Genus Hylobates versorgt der 14. thor.-lumb. Spinalnerv das letzte Segment der Bauchmuskeln, indessen der 15. Nerv zum Sartorius und zum Pectineus sich begiebt. Dies trifft für zwei Exemplare von Syndactylus und für Leuciscus zu. Ein und dasselbe Myomer baut hier also Muskeln von Rumpf und Gliedmaße nicht mehr auf. Es besteht vielmehr für beiderlei Gebilde eine scharfe metamere Abgrenzung, aber immerhin noch ein serialer Anschluss. — Hyl. lar zeigt in Bezug auf den Sartorius gleiches Verhalten wie die vorigen Formen, in Bezug auf den Pectineus jedoch die wichtige Verschiedenheit, dass der 16. thor.-lumb. Spinalnerv diesen Extremitätenmuskel versieht, so dass zwischen ihm und den breiten Bauchmuskeln der seriale Zusammenhang verloren gegangen ist. Eine Art Zwischenform bietet das Verhalten beim Gorilla (♀). Hier ist der 13. Nerv der letzte des Obliquus int., indessen der 14. und 15. thor.-lumb. Spinalnerv den Pectineus versorgen, der 14. aber allein zum Sartorius gelangt. Der metamere Anschluss von Rumpf- zu jenen beiden Extremitätenmuskeln ist erhalten. Wäre der diplomere Pectineus um seinen 14. thoraco-lumbalen Myomerentheil beraubt, so wäre der metamere Anschluss ähnlich wie bei Hylobates lar verloren.

Die wenigen genauen Beobachtungen bringen, wie man sieht, bereits eine Reihe verschiedenster Zustände zu Tage.

Eine noch größere Differenz wurde bei Halbaffen gefunden. Hier waren, ähnlich wie bei Hylob. lar der Pectineus allein, der Pectineus sowie der Sartorius von zwei weiter caudalwärts befindlichen Spinalnerven als die Bauchmuskeln versorgt. Zwischen Rumpf- und Gliedmaßen-Myomeren war ein Myomer völlig ausgefallen. Es war das 19. thor.-lumb. bei Nycticebus, das 16. bei Galago, das 15. bei Chiromys.

Diese Thatsachen dürfen mit der Erscheinung in Zusammenhang gebracht werden, welche darin beruht, dass, was für die Prosimier und Hylobatiden früher nachgewiesen worden ist, Sartorius und Pectineus gleichzeitig mit einer metameren Verkürzung des Rumpfes auch Äste aus mehr oral gelegenen Spinalnerven beziehen. Setzen nun aber Myomeren, die einstmals dem Rumpfe allein zugehört haben, auch bei der Bildung von Gliedmaßenmuskeln ein, so bestehen eben Zustände metamerer Kontinuität zwischen Rumpf und Gliedmaße, wie wir sie bei Cercopithecus und Hylobates gefunden haben.

Da, wo indessen wie bei Halbaffen ein Myomer in der metameren Aufeinanderfolge zwischen Rumpf und Extremität übersprungen worden ist, wird man die Vorstellung unterbreiten dürfen, dass eine Reduktion an distalen Muskelabschnitten der Bauchdecken sich so rasch vollzogen habe, dass eine Transformation ihrer Keimstätten zu Theilen der Gliedmaße nicht habe folgen können, oder dass, was ebenfalls nicht unmöglich ist, eine segmentale Rückbildung noch an den fertig angelegten Bauchmuskeln, vielleicht sogar beim Erwachsenen stattgehabt habe, dass die metamere Kontinuität in der Muskulatur beider Körperabschnitte dem entsprechend vielleicht in frühen ontogenetischen Perioden bestanden habe.

Ein Ausfall von Segmenten ist für die Anthropoiden nicht nachweisbar gewesen. Die myomere Kontinuität ist bei ihnen erhalten. Das kann mit der hochgradig verkürzten Rumpfwand im Verbande stehen, indem bei gleichzeitiger Verminderung thor.-lumb. Myomere die noch bestehenden voll in Anspruch genommen worden sind.

Das 15. thor.-lumb. Myomer, welches bei Chiromys, und das 16., welches bei Galago zwischen den Muskeln der Bauchdecken und Gliedmaßen ausgefallen ist, betheiligen sich noch am Aufbaue des subvertebralen M. psoas. Das 19. Myomer bei Nycticebus hat indessen auch mit diesem Muskel keine Beziehung mehr. Es werden die motorischen Gebiete des R. ventralis eines Spinalnerven bei Prosi-

miern mehr und mehr beschränkt und werden endlich völlig ausgeschaltet.

Der M. pectineus ist unseren Beobachtungen zufolge meist ein monomerer, bei Gorilla (♀) und Orang (Exemplar b) indessen ein diplomerer Muskel. Der Sartorius trägt in der Regel den monomeren Charakter, kann aber auch ein diplomeres Gebilde sein (Cercopith. radiatus).

Der M. psoas geht in Hinsicht auf seine metamere Reduktion eigene Wege, bleibt dabei aber den Grunderscheinungen, welche am Rumpfe erkennbar sind, unterworfen. Die den Psoas versorgenden Spinalnerven sind bei Peridicticus der 22. und 21., bei Nycticebus der 21. und 20. thoraco-lumbale. Bei Avahis ist die oralwärts sich verschiebende Metamorphose derartig vorgeschritten, dass der 13. thorakale Spinalnerv Beziehung zum Muskel gewonnen hat. Bei den Primaten ist eine größere Beständigkeit wahrzunehmen: das 16., 15., 14. oder das 13. Myomer sind in die Bildung des Psoas eingegangen, entweder gemeinsam, oder einzeln. Ähnliches hat sich am M. iliacus vollzogen. Am Ende des Bildungsganges steht auch in dieser Beziehung Orang.

Sartorius und Pectineus der Prosimier können in den extremen Zuständen vom 20. oder vom 16. thor.-lumb. Spinalnerven versorgt sein, die Muskeln der Simiae vom 16. Nerven (Sartorius des Cercopith. rad., Pectineus des Hylob. lar) oder vom 13. (Orang: Sartorius und Pectineus). Die extremen Zustände lassen bei beiden Abtheilungen je die stattgefundene Verschiebung in der Innervation erkennen.

Sartorius und Pectineus schließen bezüglich ihres segmentalen Aufbaues am innigsten an die Muskeln der Bauchdecken an.

Der M. extensor quadriceps femoris besitzt in der einen oder der anderen seiner Portionen ebenfalls Bestandtheile derjenigen Myomere, welche im Sartorius-Pectineus sich wiederfinden; er wird aber der Hauptsache nach von weiter caudalwärts gelegenen Myomeren aufgebaut. Er kann dabei ein mono-, diplo- und triplomeres Gebilde sein. Monomer tritt der Muskel bei Hylobates syndactylus und Nycticebus auf, diplomer z. B. bei Hylobates lar und Galago, triplomer beim Orang (Exemplar b). Zuweilen empfängt der Vastus lateralis die Äste von mehr caudalen, der Vastus medialis solche von mehr oralen Spinalnerven (Orang). Zuweilen ist aber das Umgekehrte der Fall (Hylob. lar). Hier besteht also keine ganz feste Regel. Der Quadriceps femoris verlor bei den meisten untersuchten Formen die metamere Kontinuität mit den Muskeln der Bauchdecken, bewahrte aber eine

solche mit dem Sartorius oder dem Pectineus. Bei Orang ist der 13. thor. Spinalnerv dem Vastus lateralis sowie den Muskeln der Rumpfwand zugetheilt. Hier ist also die segmentale Kontinuität zwischen beiderlei Gebilden erhalten. Gleiches wird bei den anderen Formen vermisst.

Sensible Grenznerven.

Die Hautnerven, welche an der Grenze von Rumpf und Gliedmaße sich vertheilen, bleiben nicht scharf auf den einen oder den anderen Körpertheil beschränkt: sie zeigen auch hier größere Freiheit des Variirens als die motorischen Nerven (vgl. Fürbringer, 1888, pag. 246), Äste des einen Nerven können zu beiden Abschnitten gelangen. Der Kamm des Darmbeines bietet lateral eine schärfer ausgeprägte Grenze dar, als die Leistengrube sie ventralwärts besitzt. Die coxale Grenzlinie ist bei allen Primaten, entsprechend der Neigung des Beckens, weiter kopfwärts gelegen als die inguinale Grenze. Dem entsprechend gehört der coxale sensible Grenznerv, wenn überhaupt Verschiedenheiten bestehen, weiter oral gelegenen Spinalnerven zu als der inguinale Nerv.

In der Hüftgegend haben Rr. laterales von lumbalen oder von letzten thoracalen Spinalnerven Beziehungen zur Haut der Gliedmaße erworben; in der Leiste rücken sowohl ventralwärts ziehende Zweige jener Rr. laterales als auch die Rr. anteriores der genannten Spinalnerven vom Rumpfe aus auf die Extremität vor. Die inguinalen Grenznerven können also verschiedenen Gebieten entstammen. Der ventrale, vordere inguinale Grenznerv zeigt oftmals einen ausgeprägteren Charakterzug, indem er seinen Verlauf durch den Leistenkanal einschlägt und nach dem Austritte aus demselben zur Haut des Scrotums etc. und der Medianfläche des Oberschenkels sich begiebt. Man darf einem solchen Nerven den Namen eines N. spermaticus externus beilegen, oder ihn einen N. cutaneus (canalis) inguinalis nennen. Ein N. spermat. ext. braucht kein N. inguinalis, ein N. inguinalis pflegt aber ein N. spermat. ext. zu sein.

Die Beobachtungen, welche ich hier zu verwerthen trachte, gebe ich zunächst tabellarisch geordnet wieder. Die Befunde sind wohl spärlich, doch ausreichend für unsere Zwecke.

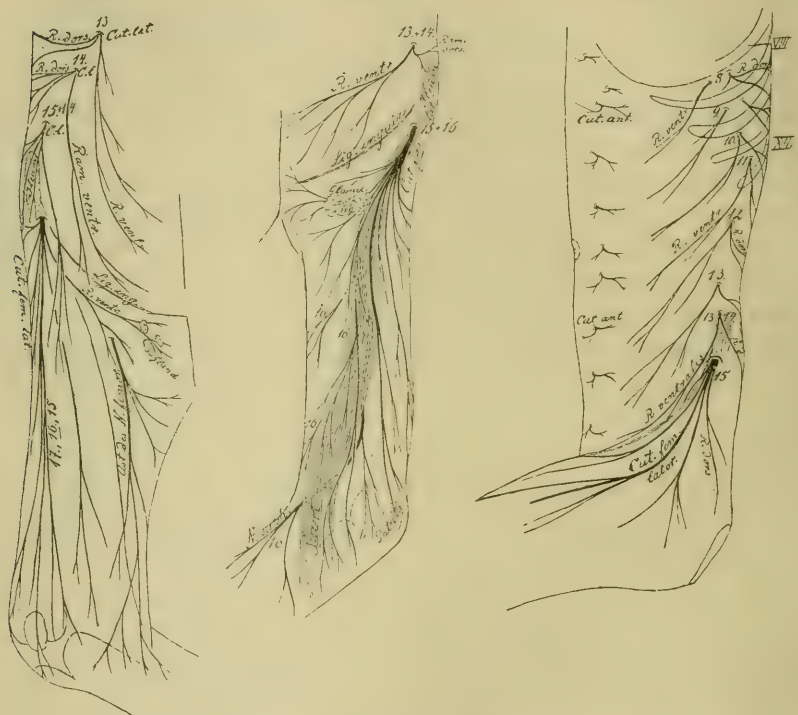
Die fett gedruckten Zahlen bedeuten auch hier die größere Antheilnahme der durch sie bezeichneten Spinalnerven.

	Ursprung des		Letzter, zu den Bauchmuskeln ziehender thoraco-lumbaler Spinalnerv	Figuren
	inguinalen Grenznerven der Haut von Rumpf und hinterer Extremität aus folgenden thoraco-lumbalen Spinalnerven	coxalen		
Cynocephalus mormon				
♀ Juni 1889	14.	14.	16. (Rectus)	Tafelfigur 1, 2
Inuus nemestr.	—	15. 14.	15. (Rectus)	Textfigur 2
Ateles paniscus	14.	—	—	- 3
Semnopithecus leucopr.	—	15.	14.	- 5, 6
Cynocephalus sphinx	—	14. 13.	14.	- 4
Cercopithecus radiatus	—	—	—	—
a)	14 (?)	14.	15. (Obl. int.)	- 7
b)	14.	13.	—	Tafelfigur 3
Cercopithecus sinicus	14.	14.	14.	- 4, 5
Hylobates lar	15.	**14.** 13.	14.	—
- syndactylus	15. 14.	14.	14.	Textfigur 8, 9
- -	14.	**14.** 13.	14.	—
- leuciscus	**14.** 13.	14. 13.	14. (Obl. int.)	—
Gorilla ♂ Hdbg.	14.	14. **13.**	14.	Textfigur 11, 12, 13, 14
- ♀ Amst.	14. 13.	14. **13.**	13. (Obl. int.)	Textfigur 16
- (EISLER)	13.	13.	13. (Obl. int. + transv.	—
Chimpanse ♀	13.	—	13.	- 10
- ♂	14. 13.	13.	14.	—
Orang ♂	13.	12.	13. Obliquus	- 17, 18
- ♂	13. 12.	12.	13. internus	- 20, 21
Mensch				
Mädchen (7 Tage)	—	13. 12.	13. (Rectus)	—
Knabe (4 Monate)	13.	12.	13. (Rectus)	- 23
Mädchen (9 Monate)	13.	—	13. (O. i.)	—
Knabe (5 Tage)	14. 13.	—	14. (O. i.)	- 22

Grenzverschiebungen zwischen Rumpf und Gliedmaße sprechen sich in der Innervation des Hautgrenzgebietes aus. Der 15. thor.-lumb. Spinalnerv bestimmt die weitest caudalwärts, der 12. die weitest kopfwärts gelegene Grenzmarke. Es liegen zwischen dem indifferentesten und dem abgeändertesten Verhalten Übergangszustände, in denen der 14. und 13. Spinalnerv dem Grenzgebiete zugehören. Vier auf ein-

ander folgende Spinalnerven bringen die metamere Rumpfverkürzung bei den Primaten, die Anzahl von sieben Nerven, dem 19. bis 13. thor.-lumb. Spinalnerv, bringt bei den Prosimiern die lebhafteren Bewegungserscheinungen im Verkürzungsprocesse zum Ausdrucke. Der 15. Spinalnerv ist bei Inuus, Semnopithecus, Hylobates lar und syndactylus der Grenznerv. Auf gleicher Stufe stehen unter den

Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.



Verbreitung der thoraco-lumbalen Hautnerven an der Ventralfläche des Oberschenkels und der benachbarten Theile des Rumpfes von Inuus nemestrinus auf Fig. 2, von Ateles ater auf Fig. 3, von Cynocephalus sphinx auf Fig. 4. 1:3.

Prosimiern Galago und Lemur. Der 12. thorakale Spinalnerv hat beim Orang (Textfiguren 17 und 20) sowie oftmals beim Menschen die Beziehungen als Grenznerv zwischen Rumpf und Extremität gewonnen. Zustände bei einigen Hylobatiden (syndact. und leucisc.), Gorilla (Fig. 16), Chimpanse (Fig. 10) reihen sich dem Normalbefunde beim Menschen enger an, in so fern der 13. Spinalnerv bei bei ihnen die Rolle übernommen hat. Der coxale Hautgrenznerv tritt uns beim Menschen unter dem Namen des R. iliacus eines N. ileohypogastricus entgegen. Der Breitegrad individueller Schwankungen

betreffs der spinalen Herleitung des R. iliacus findet, wie es scheint, in der Ausdehnung über drei Segmente seinen Ausdruck. Es kann der 13. Spinalnerv, aus welchem der normale R. iliacus entsteht, durch den 12. oder theilweise gar durch den 11. thorakalen Spinalnerven ersetzt sein (Eisler, 1892, pag. 40). Eine derartige progressive Verschiebung in cranialer Richtung übertrifft die beim Orang.

Verschiedenheiten zwischen den coxalen und den inguinalen Grenznerven fallen in so fern zu Gunsten der ersteren aus, als sie nicht selten den weiter kopfwärts gelegenen Spinalnerven zugehören. Eine derartige Differenz ist bei Hylob. lar am größten. Während der 15. Spinalnerv an der inguinalen Grenze sich ausbreitet, betheiligt sich der 13. mit an der Innervation der Haut der Hüfte. Die Verschiedenheit erstreckt sich öfters nur über ein Segment. Es ist der Fall bei Hyl. syndactyl., Gorilla, Chimpanse, Orang und beim Menschen. Es geht aus unseren Beobachtungen hervor, dass coxale Hautdistrikte des Rumpfes in der Regel früher in die Gliedmaße aufgenommen werden als die inguinalen. Diese Auslegung verstößt nicht gegen die Thatsache, dass beide Regionen gleichen Spinalnerven zugetheilt sein können, was z. B. bei Cynocephalus, Cercopithecus, beim Gorilla (♀) wahrgenommen ist.

Die starke Ausdehnung der Darmbeinschaufeln in oraler Richtung darf als die Ursache dafür angesehen werden, dass einstmalige coxale Hautgrenznerven früher der Umwandlung in Nerven der Extremität anheimfallen als die inguinalen Nerven.

Vergleicht man bei den verschiedenen Formen die letzten zur Bauchmuskulatur ziehenden Spinalnerven mit den sensiblen Grenznerven, so gewahrt man, dass überall da, wo motorische und sensible Grenzgebilde nicht übereinstimmen, die Integumentalstrecken aus mehr oralwärts gelegenen Spinalnerven gespeist werden als die motorischen Gebiete. So betheiligt sich bei Inuus und Cercopithecus rad. der 14. thor.-lumb. Spinalnerv an der Bildung des coxalen Hautnerven, während der 15. Nerv zur Muskulatur zieht. Der 14. und 13. Spinalnerv geben coxale Grenznerven beim Gorilla der Textfigur 11—13 ab, der 13. Spinalnerv giebt Grenznerven bei Hylob. lar, syndact. (Fig. 8) und leuciscus, bei Gorilla (Fig. 16) und Chimpanse (Textfig. 10) ab, indessen der 14. Spinalnerv noch zu Bauchmuskeln gelangt. Das ungleiche Verhalten stellt sich beim Orang der Figur sowie beim Menschen trotz fortgeschrittener Umwandlung am Körper wieder ein. Der 12. thorakale Spinalnerv nimmt Antheil an der Bildung des coxalen Grenznerven, und der 13. versorgt an

demselben Individuum Muskeln der Bauchdecken. Auf Grund der angeführten Thatsachen fühle ich mich zur Annahme berechtigt, dass das Integument des Rumpfes früher als die Muskulatur sich der Gliedmaße assimilire, dass also die Lage gleicher spinaler, motorischer und sensibler Nerven sich nicht immer zu decken brauche. Eine Ausnahme hiervon ist das Verhalten bei Semnopithecus, bei welchem der 15. Spinalnerv den coxalen Grenznerv, der 14. aber Äste zu den Bauchmuskeln entsendet.

N. ileo-inguinalis — N. ileo-hypogastricus.

Bei der Darstellung des Nerven-Grenzgebietes zwischen Rumpf und Gliedmaße des Menschen wird zweier Nerven alter Gewohnheit gemäß noch lange Erwähnung geschehen, trotzdem deren Selbständigkeit nicht zu bestehen pflegt. Es ist der N. ileo-hypogastricus und der N. ileo-inguinalis. Sie sind, falls sie eben bestehen, nichts Anderes als Zweige des früh gespaltenen 13. thor.-lumb., d. i. desjenigen Spinalnerven, der selbst die Grenze zwischen den zwei großen Körperabschnitten angiebt. An ihm spiegeln sich in Folge dessen auch all' die wechselvollen Schicksalsschläge wieder, welche die Muskel- und Hautgebiete bei der Assimilirung zu Extremitätenabschnitten erfahren oder bereits erfahren haben. Einen Ileo-hypogastricus sowie Ileo-inguinalis beim Menschen stets scharf abzugrenzen, gelingt dem getreuen Anhänger an alt hergebrachte Schemata. Diese Nerven mit den willkürlich ihnen zugetheilten Attributen gar bei Thieren als geschlossene Gebilde aufzufinden, gelingt einzig und allein demjenigen, welcher das Wesen der beiden Nerven als ein gut ausgeprägtes auffasst und in diesem Irrthume dem jeweiligen Thatbestande Zwang anthut. Wo die Scheidung des ventralen Astes eines Spinalnerven in den Ileo-hypog. und den Ileo-inguin. gelingt, ist es dadurch möglich, dass beide sich als die typischen Äste eines thor.-lumb. Spinalnerven und zwar in eigenartiger und oft sehr verschiedener Kombination erwiesen. Ein jeder Befund lässt sich verstehen, sobald man die Nerven als Äste von in der Umbildung zu Gliedmaßentheilen befindlichen Rumpfnerven auffasst, und zwar als Äste derjenigen Spinalnerven, an welchen der Umwandlungsprocess seine Thätigkeit begonnen hat und noch äußert. Die Trennung in einen Ileo-hypogastricus und Ileo-inguinalis darf als eines der vielen Symptome metamerer Rumpfverkürzung gelten; es braucht wie viele andere Symptome nicht zum Ausdrucke

zu kommen. Das Fehlen der beiden Geschwisternerven ist desshalb durchaus nichts Auffallendes. Fernerhin ist die Mannigfaltigkeit der Spaltung in die zwei Äste so groß, dass man völlig homologe Nn. ileo-hypogastrici etc. nur schwerlich antreffen wird. Es bleiben beim Menschen oftmals dem einen Aste Theile des Nerv. genito-cruralis angeschlossen. Der Spermaticus externus kann in der Bahn

Fig. 5.

Fig. 6.

Hautnerven des Oberschenkels und angrenzender Partien des Rumpfes von Semnopithecus leucoprymnus (a). 1:3. Fig. 5 veranschaulicht die Ventralfläche des Oberschenkels, Fig. 6 die Lateralflächen von Rumpf und Femur.

eines schlecht begrenzten Nervus ileo-inguinalis verlaufen etc. Ileo-hypogastricus sowie Ileo-inguinalis pflegen beim Menschen Äste des 1. Lumbalnerven zu sein. Wenn der Verschiebungsprocess weiter vorgeschritten ist, kann der subcostale Thorakalnerv Eigenschaften der 1. Lendennerven gewonnen haben. Sogar der 11. Thorakalnerv kann Beziehungen zum Verbreitungsbezirke eines Ileo-hypogastricus und Ileo-inguinalis erhalten. Eisler giebt darüber genaue Angaben (1892, pag. 40). Der Ileo-hypogastricus bezieht nach diesem Autor

früher als der Ileo-inguinalis Wurzeln aus dem 12. oder 11. Thorakalnerv. Das deckt sich mit der vergleichend-anatomisch festgestellten Thatsache, dass coxale Hautgrenznerven im Assimilationsprocesse eine Strecke weit den inguinalen voraus sind. Kurz, es sind diese Nerven allen Schwankungen wie die anderen unterbreitet, schwankend selbst in ihrer Existenz. Der R. iliacus ist, weil er ein Cutan. later. ist, der konstanteste Ast eines N. ileo-hypogastricus. Alle anderen Äste sind äußerst variabel; denn Muskeläste können zu Grunde gegangen sein, und ein R. cutan. ant., welcher einem Ileo-inguinalis zugehört, kann fehlen und durch einen Spermaticus externus völlig ersetzt sein. In praktischen Übungen am Kadaver sucht der Studirende oft vergeblich nach jenen nicht bestehenden Gliedern des Plexus lumbalis. Die Spaltungsweise des spinalen Grenznerven zwischen Rumpf und Gliedmaße ist bei den Affen der Textfiguren 25 bis 30, den Tafelfiguren VI—XIV eine äußerst mannigfaltige, aber stets sind ein Cut. lat. und Cut. ant. sowie Muskeläste nachweisbar. v. Langer-Toldt's Darstellung des ganzen ventralen Astes des ersten Lendennerven als eines N. ileo-hypogastricus erscheint bei normalem Verhalten des Plexus des Menschen nicht unzweckmäßig, da dadurch typograpischen Zuständen Rechnung getragen wird (1893, pag. 621).

N. cutaneus femoris lateralis.

Der laterale Hautnerv des Oberschenkels, ist in Übereinstimmung mit seinem großen Endgebiete ansehnlich entwickelt. Der Stamm durchbohrt die Fascie nahe der Grenzlinie von Rumpf und Gliedmaße, in der Nachbarschaft des ventralen Randtheiles des Darmbeines. Das Endgebiet dehnt sich bis zum Knie hin aus. Der Nerv ist ein bei allen Primaten konstant wiederkehrender.

Der Nerv ist unschwer als umgewandelter R. cutan. lateralis lumbaler Spinalnerv zu erkennen, welcher der erworbenen Beziehung zur Extremität die gewaltige Ausbildung verdankt. In dieser Eigenschaft verräth er sich rasch. Ein Blick auf die Figuren 2, 4, 6, 8 etc. überzeugt uns, dass der Nerv in einer Flucht mit den lateralen Hautästen des Rumpfes sich befinde und demgemäß mit ihnen ein wichtiges Merkmal der Lagerung gemeinsam besitze. Dabei hat der laterale Hautschenkelnerv mancherlei Eigenschaften seiner einstigen Rumpfnatur sich bewahrt. Nicht gar selten durchsetzen der Nervenstamm oder Theile desselben die Bauchdecken und treten dann thatsächlich

am Rumpfe hervor, — wie es eben Rr. cut. later. am letzteren zu thun pflegen, — um erst von der Durchtrittsstelle aus in sein erworbenes Gebiet zu gelangen. Ein derartiges primitives Austreten gewahrt man z. B. auf den Figuren 8, 9, 14. Es liegt ein weiter umgewandelter Zustand überall da vor, wo der Nervenstamm ähnlich wie normaler Weise beim Menschen die Fascie distal vom Ligam.

Fig. 7.

Hautnerven an der ventralen Fläche des linken Oberschenkels von Cercopithecus radiatus (II). 2:3.

inguinale durchbohrt. Der Nerv hat in diesem Falle einen Schritt in dem Erwerbe von Qualitäten eines Gliedmaßentheiles vorwärts gethan. Die Fascie kann dabei unmittelbar distal vom Leistenbande oder verschieden weit von diesem entfernt in den proximalen Regionen des Oberschenkels durchsetzt werden. Die Figuren 2, 3, 4, 5 sowie viele andere mit derartigen Befunden bestätigen diese Aussage.

Eine andere Wesenseigenschaft vom früheren Rumpfnerven prägt sich noch in der Verlaufsart des Stammes durch die Bauchhöhle oftmals aus. Auf allen Abbildungen vom Lendengeflechte im Texte

sowie auf den Tafeln, auf denen die gegenseitige Lage der Nerven naturgetreu dargestellt ist, schließt der N. cut. fem. lat. im Verlaufe eng und oft unmittelbar an seinen kopfwärts gelegenen Nachbarn an, welcher ein Rumpfnerv nach Art seiner Verbreitung geblieben ist. Solches ist bei niederen Primaten in der Regel deutlicher ausgesprochen als bei den höheren.

Geht man bis auf den spinalen Ursprung der N. cut. fem. lat. zurück, so findet man oft sehr bemerkenswerthe Zeichen der angegebenen Vorgeschichte des Nerven. Von einstmaliger Verbreitung

Fig. 8.

Verlauf der Hautnerven an der lateralen Fläche von Bauch und Oberschenkel bei Hylobates syndactylus juv. (♀). 1:3.

Fig. 9.

Verlauf der Hautnerven an der Ventralfläche von Rumpf und Oberschenkel bei Hylobates syndactylus juv. (♀). 1:3.

am Rumpfe berichten die Zustände, in denen der Spinalnerv, welcher den lateralen Hautnerv des Oberschenkels oder Theile desselben bildet, auch an Theile des Rumpfes noch Äste entsendet. Das ist der Fall bei Cynocephalus mormon der Tafelfig. 6, bei Inuus nem. (Fig. 25), bei Cercopith. radiat. (Fig. 26), bei Hylob. agilis, bei denen allenthalben je der 15. thor.-lumb. Spinalnerv sowohl zum Hautnerven des Oberschenkels als auch zu einem der Muskeln der Bauchdecken gelangt. Der 14. thor.-lumb. Spinalnerv spielt bei Hylobates leucisc. und Gorilla (Tafelfigur 13) eine gleiche Rolle, wie dort der 15. Nerv.

Der 13. Spinalnerv wird in gemeinsamer Beziehung zur Rumpfmuskulatur und zum lateralen Schenkelnerven beim Orang (Fig. 30) und beim Menschen (Fig. 24) angetroffen. Unter den Prosimiern trägt der 16. thor.-lumb. Spinalnerv jene Eigenschaften. In allen diesen Befunden ist, wenn wir sie in der hier passenden Weise zum Ausdrucke bringen, der Nerv. cut. fem. lateralis der auf die Gliedmaße ausgebreitete R. cut. lat. eines Rumpfnerven, dessen motorische Elemente dem Rumpfe noch zugehören können. Der betreffende Spinalnerv ist durch jene transformative Bewegung, die am lateralen Hautaste stattfand, zu einer Art von Mischnerv geworden. Wir werden daher auch alle Fälle, in denen der N. cut. femoralis lateralis aus solchen Spinalnerven sich herleitet, welche gleichzeitig noch Rumpfmuskeln versorgen, für indifferentere halten als diejenigen Zustände, in welchen Nervenäste für die Rumpfmuskulatur verschwunden sind. Dieses Eliminirtsein kann uns in zweierlei Formen entgegentreten. Zunächst können die motorischen Gebiete eines Rumpfnerven aus dem Körper ganz entfernt, zweitens aber in Gebilde der Gliedmaße umgewandelt worden sein. Im ersteren Falle wird der R. ventralis eines Spinalnerven ganz in den N. cut. fem. later. übergehen müssen; im zweiten Falle wird der betreffende Spinalnerv auch Äste zum N. femoralis zu entsenden haben, von dem aus die Innervation von Extremitätenmuskeln erfolgt. Das motorische Endgebiet ist nach meinen Beobachtungen an Prosimiern und Primaten vollkommen erloschen: am 19. thoraco-lumbalen Spinalnerv von Nycticebus, am 16. von Galago, am 15. von Ateles paniscus (Tafelfigur 8). Andererseits entsenden je der 17. und 16. Spinalnerv Elemente zum Hautschenkelnerv und zum N. femoralis bei Avahis, der 16. bei Chiromys und Cercopithecus radiatus (Fig. 26), je der 15. bei Tarsius, Cynocephalus sphinx, Hyl. leuciscus und Gorilla, der 14. beim Chimpanse (Tafelfig. 12), Gorilla ♀ (Fig. 28), Orang (Fig. 29) und Menschen (4 Mon. ♂ und 5 Tage alten ♂), der 13. beim Orang der Fig. 30. Noch andersartige Beispiele für beiderlei Zustände sind aus den Beobachtungen zu entnehmen, vielfache Übergangsbildungen, welche dem verschieden großen Antheile der Spinalnerven am Aufbaue des N. femoralis und des N. cut. fem. later. entsprechen.

Es liegen einige Beobachtungen vor, in denen ein und derselbe Spinalnerv mittels selbständiger Äste seines Ram. cutan. later. sowohl zum Rumpfe als auch zur Gliedmaße gelangt. Ein solches Verhalten spricht zu Gunsten der Annahme, dass der laterale Haut-Rumpfast ein Überbleibsel der Rumpfnatur des ganzen Spinalnerven

sei. Als Beispiele aus früheren Untersuchungen hierfür führe ich das Verhalten beim jungen Nycticebus an, bei dem der 19., und das beim Hylobates leuciscus, bei dem der 14. thoraco-lumbale Spinalnerv laterale, selbständige Hautäste zu Rumpf und Extremität entsendet. Der 15. Spinalnerv zeigte die Doppelnatur bei einem Exemplare von Cynocephalus morm. (Tafelfig. 6) und bei Inuus nemestr. der Fig. 25; der 14. Spinalnerv hingegen beim Gorilla der Textfigur 12 sowie der Tafelfigur 13. Hier sieht man den Rumpfast in der Nachbarschaft des Hüftbeinkammes als sehr winzigen Nerven sich verbreiten.

Fig. 10.

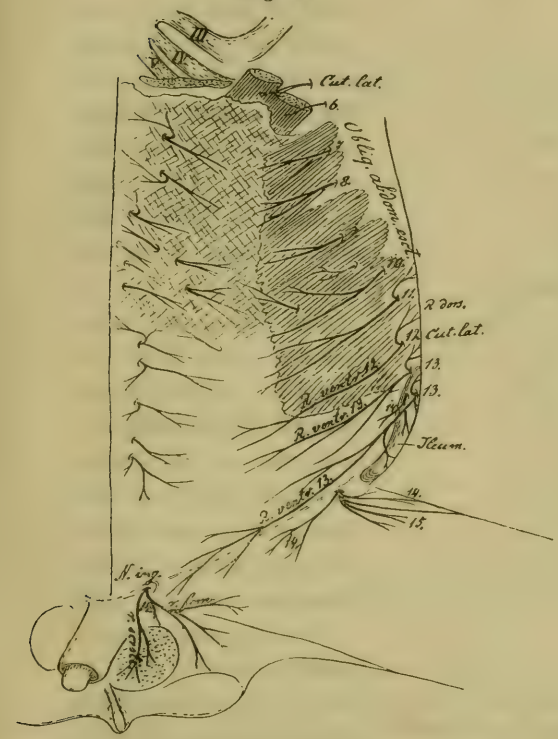
Hautnerven der lateralen Fläche von Rumpf und Oberschenkel eines Chimpanse. 1:3.

Es können diesen Angaben gemäß sowohl motorische als auch sensible Endapparate des Rumpfes noch mit demjenigen lumbalen Spinalnerven verbunden sein, dessen lateraler Hautast bereits dem Oberschenkel einverleibt ist.

Wichtige prähistorische Zeichen treten auch an Endästen des N. cutaneus fem. lateralis hervor. Die Verbreitungsart stimmt dann mit derjenigen von Rumpfnerven in auffallender Weise überein, indem am Nerven sofort nach dem Verlassen der Fascie eine Spaltung in einen dorsalen und einen ventralen Ast erfolgt (Figg. 2, 3, 5, 7, 9, 14 etc.), welche Äste einen intermediären Zweig zwischen sich fassen. Der ventrale Hautast schiebt sich weit gegen die Medianebene vor, wo in der Nähe der R. cutaneus anterior des zugehörigen Spinalnerven gefunden wird. Dorsal und ventral verlaufende derartige Äste sind am lateralen Oberschenkelnerv als primitive Bestandtheile, wie sie ein jeder lateraler Rumpfhautast darbietet, an der Grenze von Rumpf und Extre-

mität erhalten. Ein intermediärer Ast indessen hat eine starke distale Ausbildung genommen, welche über die der benachbarten Zweige dominirt. Der R. ventralis ist dem Rumpfe (auf Figur 12) treu geblieben; er ist meistens auf die ventrale Fläche des Schenkels herabgerückt (Figg. 2, 3, 5, 7, 9, 18, 21). Als femoraler Ast hat er eine ursprünglichere Lage auf Figg. 2, 3, 5, 9 bewahrt, weitere Beziehungen

Fig. 11.



Hautnerven der Ventralfläche des Rumpfes eines Gorilla (♂). 1 : 2.

Fig. 12.

Hautnerven von Rumpf und Hüfte eines Gorilla (♂) bei seitlicher Ansicht. 1 : 2.

zur Haut des Oberschenkels in den Figg. 7, 18, 21 erworben. Der R. ventr. hat seinen ursprünglich ventralwärts gerichteten Verlauf eingebüßt auf Tafelfigur 3 und 5, dehnt sich vom Stamme aus sofort in distaler Richtung aus. Der R. dorsalis ist fast allenthalben in seiner Verbreitung über die Hüfte erkennbar. Bei stärkerer Entwicklung begiebt er sich in die Regio trochanterica. Als Ram. trochantericus kann er auch beim Menschen sich einstellen. Ob es berechtigt ist, ihn als Varietät aufzuführen (W. Krause, Telgmann), wird erst zu entscheiden sein.

Der Ram. ventralis des N. cut. fem. lat. kann seinen medialen

Anschluss an einen R. cut. ant. desselben Spinalnerven finden, aus welchem der Cut. fem. lat. herstammt. Trifft dieses zu, so tritt die Rumpfnatur der betreffenden Nerven um so deutlicher hervor. Ist aber gleichzeitig ein zu den Bauchmuskeln ziehender Ast erhalten, so ist die Übereinstimmung des betreffenden Spinalnerven mit solchen, welche ihre ganze Verbreitung dem Rumpfe jetzt noch zukommen lassen, durch viele wichtige Merkmale erwiesen. Der 15. thoraco-lumbale Spinalnerv besitzt bei Hylobates syndactylus der Textfiguren 9 und 27 einen Ramus cut. ant., welcher dem Nerv. femoralis angeschlossen ist und in medialem Anschlusse an den Ram. ventralis des Nerv. cut. femoris lat. am Oberschenkel sich verbreitet. Stärkere Äste des gleichen Spinalnerven schließen sich dem N. fem. beim männlichen Gorilla an; sie gelangen zur Haut der medialen und vorderen Fläche des Oberschenkels, wo sie ebenfalls in medialem Anschlusse an die terminalen Zweige des Cut. fem. lat. gefunden werden (Textfiguren 14 und 15, Tafelfigur 13). Der 14. thoraco-lumbale Spinalnerv des männlichen Gorilla (Textfigur 14 und Tafelfiguren 13 und 14) besitzt außer seinem Zweige zum Cutan. fem. lat. noch einen gespaltenen R. ventralis, von dem der eine Ast im Becken einen selbständigen Verlauf sich erworben hat und durch den Leistenkanal als N. inguinalis zur Haut des Scrotum und des Oberschenkels gelangt, indessen der andere dem N. femoralis angeschlossen ist. Dieser Ast befindet sich im femoralen Endgebiete

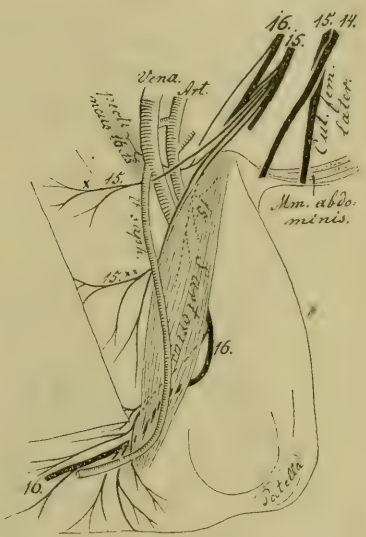
Fig. 13.

Hautnerven an der lateralen Fläche von Rumpf und Oberschenkel eines Gorilla (♂). 1 : 2.

und medialen Anschlusse an gleich segmentirte Äste des Cut. femoris lateralis; er gelangt proximal bis zur Regio pubica. Zwei Spinalnerven betheiligen sich also beim männlichen Gorilla am Aufbaue des Cut. femoris lateralis sowie des N. femoralis, um sensible Elemente zum Oberschenkel zu entsenden. Der 14. Spinalnerv hat diese Rolle beim weiblichen Gorilla allein übernommen. Die dem

Fig. 14.

Fig. 15.



Hautnerven der vorderen Fläche des Oberschenkels eines jungen Gorilla (♂). 1:2. Die Fig. 14 stellt die Nerven im oberflächlichen, die Fig. 15 im letzteren sowie im tiefen Verlaufe dar.

N. femoralis angeschlossenen Äste erreichen die Haut der Schamgegend und der Medianfläche des Schenkels. Sie repräsentiren einen Cut. ant. des 14. Spinalnerven, indessen der Cut. fem. lat. dessen Ram. lateralis ist. Die Textfigur 16 veranschaulicht das Verhalten.

Eine ähnliche Zutheilung des Ram. lat. an den N. cut. fem. lat., des R. anterior an den N. femoralis betrifft den 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven beim Orang der Textfiguren 18, 19 und 28. Der R. ant. cut. des 14. Spinalnerven, welcher vom N. femoralis sich loslöst (vgl. Fig. 19), schließt sich an der Medianfläche des Schenkels in distaler Flucht an den R. cut. ant. des 13. Spinalnerven an, welcher vom N. cut. femoris lateralis entsendet wird.

Eine weitere Metamorphose hat sich beim Orang der Textfiguren 21 und 30 vollzogen. Der 13. thorakale Spinalnerv hat seine lateralen Äste dem Cut. femoris lateralis einverleibt. Die

median verzweigten Äste dieses Spinalnerven sind indessen dem Nerv. femoralis angeschlossen.

Durch den Vergleich dieser wenigen genauen Befunde lässt sich erweisen, dass Äste proximaler Spinalnerven zuerst im selbständigeren Verlaufe am Rumpfe, darauf im N. cut. fem. lateralis und schließlich im N. femoralis sich vorfinden.

Der Ram. cut. ant. des 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven nimmt beim 5 Tage alten Knaben der Textfiguren 22 und 31 seinen Verlauf durch den Canalis inguinalis und seine Verbreitung an Scrotum und Schenkel; er findet seinen medialen Anschluss an vollkommen umgewandelte Äste, welche den sonst ventralwärts ziehenden Zweigen des Cut. femoris later. entsprechen und ebenfalls aus dem 14. Spinalnerven sich herleiten, aber den N. femoralis eine Strecke weit begleiten. Beim Gorillamännchen sowie beim 5tägigen Knaben entsendet nun der 14. thor.-lumbale Spinalnerv gleichzeitig noch Nervenzweige zur Muskulatur der Bauchdecken, beim Knaben zum Cremaster, so dass die Hauptbedingungen auch hier erfüllt sind, um von einem umgewandelten spinalen Rumpfnerven mit vollstem Rechte zu sprechen. Man ersieht aber zugleich, wie nothwendig es ist, die einmal sicher festgestellten Instanzen insgesammt heranzuziehen, um das lumbale Nervengebiet von dem schwer Verständlichen seiner Umwandlungen zu befreien.

Fig. 16.

Hautnerven an der ventralen Fläche von Rumpf und Oberschenkel eines jungen Gorilla (♀). 1 : 2.

Viele Eigenheiten im lumbalen Nervengebiete sind von stattge-

habten Verschiebungen der Nervenendgebiete des Rumpfes auf Theile der Extremität ableitbar. Die langsame, aber stetige und desshalb auch ergiebige Bewegung von Rumpfgebieten in distaler Richtung findet wiederum einen äußerst prägnanten Ausdruck in der Zusammensetzung des Nerv. cut. femoris lateralis aus verschiedenen Spinalnerven bei einzelnen Vertretern der Primaten, welche zur Untersuchung gekommen sind. Die wesentlichen individuellen Verschiedenheiten beim Gorilla und Orang führen zum Verständnis der generellen Unterschiede. Für die menschlichen Variationen hinwiederum finden wir eine Erklärung, wenn wir sie als Produkte jenes Verkürzungsprocesses am Rumpfe betrachten, welcher auch die thierischen individuellen und generellen Verschiedenheiten zuwege gebracht hat.

Fig. 17.

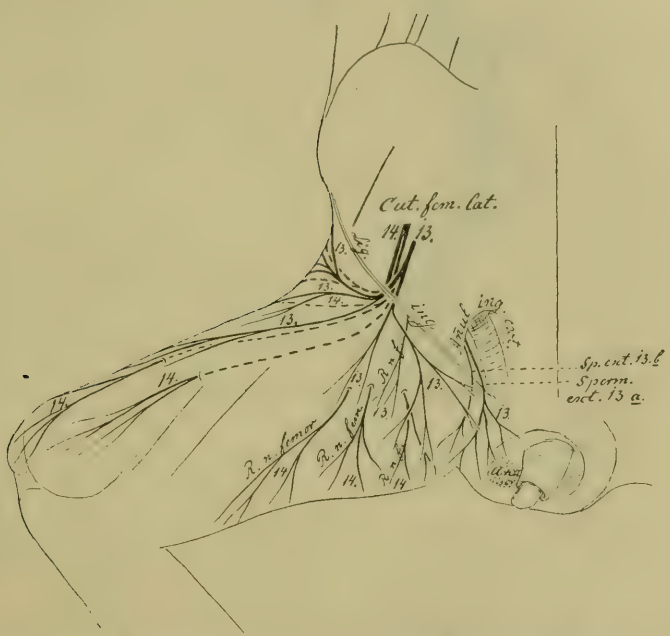
Hautnerven der Hüfte und des Oberschenkels bei seitlicher Ansicht. Orang. 1:2.

Bei den aufgeführten Formen betheiligen sich fünf Spinalnerven an der Bildung der Hautnerven der Primaten. Der 17. thoraco-lumbale Nerv nimmt im ursprünglichsten, der 13. im fortgeschrittensten Verhalten Antheil. Letzteres tritt uns in der menschlichen Organisation entgegen, welche sich über die der meisten anderen Formen erhebt. Simia satyrus konkurrirt mit dem Menschen und übertrifft diesen sogar, sobald sich allein der 13. thorakale Nerv am Aufbaue des Cut. fem. lat. betheiligt. Das trifft für das Exemplar der Textfiguren 20 und 21 zu. Dass die Umformung beim Menschen bis zum 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven vorschreiten kann, erwähnt auch Eisler, der diese Erscheinung in der Wechselbeziehung zum Höhenstande des N. furcalis erkannt hat

	Zusammensetzung des Nerv. cut. femoris later. aus den folgenden thoraco-lumbalen Spinalnerven:	Spinale Zusammensetzung des N. inguinalis (Spermat. ext.)	Hinweis auf die folgenden Figuren
Inuus nemestrinus	17. 16. 15.	—	Textfigur 2 und 25
Cynoceph. mormon	16. 15.	—	Tafelfigur 6
- -	16. 15.	—	- 2
Ateles paniscus	16. 15.	—	Textfigur 3; Tafelfigur 8
Cercopith. sinicus	16. 15.	—	Tafelfigur 5 und 11
- radiatus	16. 15.	—	Textfigur 7 und 26
- -	16. 15.	—	Tafelfigur 3 und 10
Semnopith. leucopr.	16. 15.	—	Textfigur 5, 6; Tafelfigur 9
Cynoceph. sphinx	15.	—	Textfigur 4; Tafelfigur 7
Hylobates agilis	16. 15.	—	—
do. (KOHLBRÜGGE)	16. 15.	14.	—
Hylobates syndact.	16. 15.	14. 13.	Textfigur 8, 9, 27
do. (KOHLBRÜGGE)	16. 15. links 15. rechts	14.	—
Hylobates syndact.	15.	—	—
- lar	15.	—	—
- leuciscus	15. 14.	—	—
Gorilla ♂ Hdbg.	15. 14.	14.	Textfig. 13, 14; Tafelfig. 13
- (EISLER)	15. 14.	14. 13.	—
- ♀ Amst.	14.	13.	Textfigur 16, 28.
Chimpanse ♀ Hdbg.	15. 14.	—	—
-	15. 14.	—	Textfigur 10; Tafelfigur 12
do. (FR. CHAMPNEYS)	14. 13.	13.	—
Mensch (5 Tage)	14.	14. 13.	Textfigur 22, 31
- (4 Monate)	14. 13.	—	- 23, 24
- (nach EISLER's Angaben, 1893, pag. 42)	15. 14.	—	—
	15. 14.	—	—
	14. 13.	—	—
	14.	—	—
Orang	14. 13.	13.	Textfigur 17, 18, 29
-	14. 13.	13.	—
-	13. 12 (?)	13. 12.	Textfigur 20, 21, 30

(1892, pag. 42). Der 14. Spinalnerv hat in der Tabellenreihe bei Inuus bis Hylobates lar mittels seines R. cut. lat. noch keinerlei Beziehungen zum N. cut. fem. lat. erworben; der 13. Spinalnerv besitzt solche nur beim Chimpanse (Champneys), Menschen (Eisler), bei dem 4 Monate alten Knaben sowie bei Orang. Der 17. Spinalnerv entsendet die seinem Ramus cutaneus lateralis gleichwerthigen Äste, mit der einzigen Ausnahme von Inuus, zum Nervus femoralis oder zu anderen Nerven der Gliedmaße; der 16. Spinalnerv thut ein Gleiches bei allen Formen, welche in der Tabelle auf

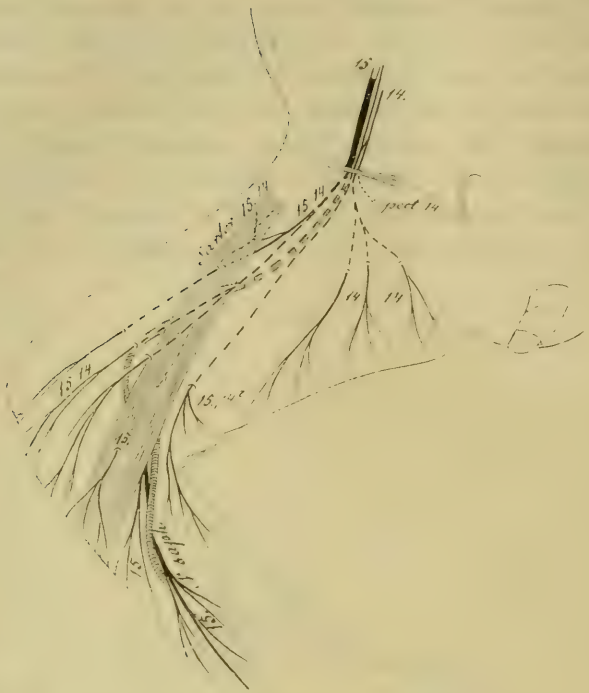
Fig. 18.



Verbreitung des N. cutaneus femoris lateralis und des N. inguinalis vom Orang. 1 : 2.

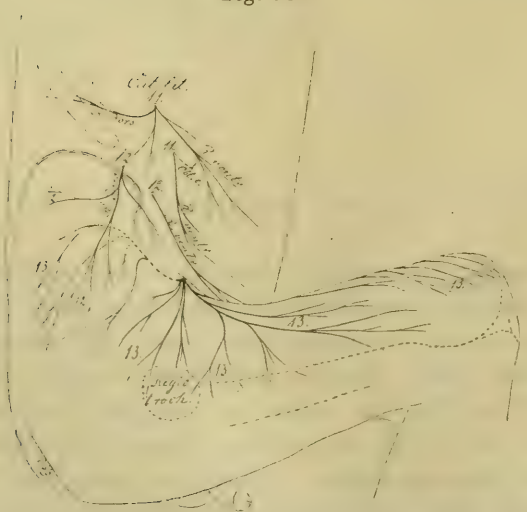
Hylobates syndactylus folgen; der 15. thoraco-lumbale Spinalnerv hingegen erlangte diese Extremitätenbeziehung beim Menschen. Der 14. thoraco-lumbale Spinalnerv hat beim 4 Monate alten Knaben im 13. Nerven einen Rivalen empfangen, welcher gemeinsam mit ihm den N. cut. fem. lat. formt, so dass hier dem 14. Spinalnerv Gelegenheit geboten ist, sich einem reinen Gliedmaßennerven, dem N. femoralis, hinzuzugesellen. Dies ist bei dem einen Exemplar von Orang durchgeführt, welcher den Schlussstein des ganzen sich komplicirenden Aufbaues bildet.

Fig. 19.



Verbreitung des Nervus femoralis vom Orang. 1 : 2.

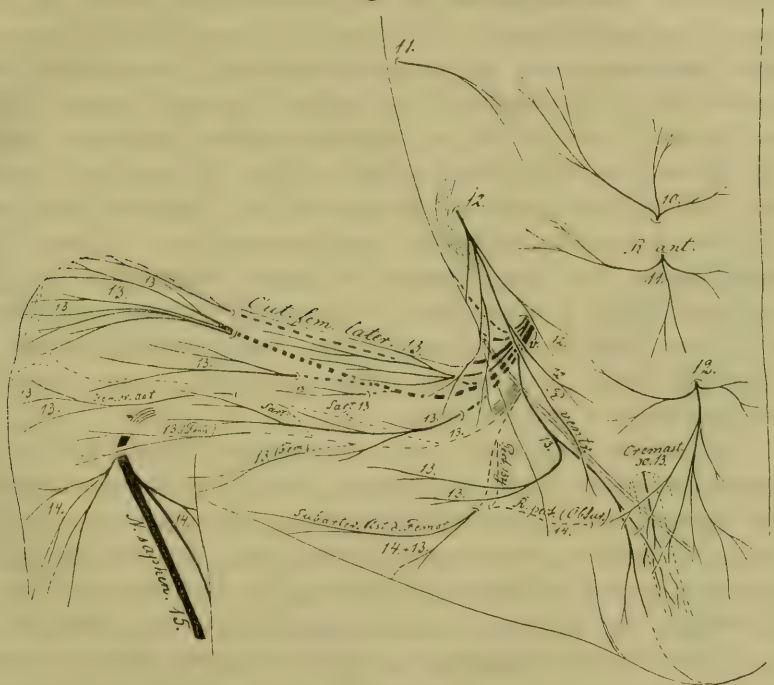
Fig. 20.



Verbreitung der Hautnerven an der lateralen Fläche von Rumpf, Hüfte und Oberschenkel eines Orang. 1 : 3.

Vom Inuus bis zum Menschen und Orang hin dehnen sich Hautnerven des Rumpfes langsam auf die Extremität aus. Dieser Process hat beim Menschen einen Abschluss sicherlich noch nicht erlangt. Das beweisen die Varietäten, die nach jenem beim Orang verwirklichten Zustande hinneigen. Durch diese Verschiebung von Nerven wird der Rumpf um segmentale Hautstrecken beeinträchtigt. Diese segmentale Beeinträchtigung, welche kompensatorisch ausgeglichen wird, ist eine Theilerscheinung der metameren Rumpfverkürzung überhaupt.

Fig. 21.



Hautnerven der Ventralflächen von Rumpf und hinterer Gliedmaße eines Orang. Am Oberschenkel sind hauptsächlich die Verzweigungen des N. cut. fem. lat. sowie des N. femoralis dargestellt. 1:3.

Das Bild der individuellen Schwankungen der spinalen Zusammensetzung des Cut. fem. lat. beim Menschen vervollständigt sich bei Berücksichtigung der Erfahrungen Eisler's. Die extremen Zustände, die Eisler beobachtet hat, erweisen, dass der 15. und 14. auf der einen Seite, und zwar mit Übergewicht des 15., der 14. und 13. thoraco-lumbale Spinalnerv auf der anderen Seite, und zwar mit dem Übergewicht des 14. den Cut. fem. lat. zusammensetzen. Der Autor betont die jeweilige Abhängigkeit von dem verschiedenen

Stande des N. furcalis. Eine solche Abhängigkeit ist eine Wechselbeziehung zwischen mehreren Erscheinungen, wobei die eine keine Herrschaft über die andere führt.

Die Bewegungen im lumbalen Nervengebiete äußern sich am N. cut. fem. lateralis der Halbaffen in ähnlicher Art wie bei den Primaten. Die Kongruenz der Erscheinungen bei beiden Abtheilungen drängt sich uns auch hier in überzeugender Weise auf. Bei Prosimiern wurden sieben thoraco-lumbale Spinalnerven als Theilnehmer am wechselvollen Schicksale des Hautnerven der Gliedmaße beobachtet. Verwandlungen von Rumpfgebieten in solche der letzteren vollzogen sich vom 21. bis zum 15. thoraco-lumbalen Segmente hin. Der Process hob in einem indifferenteren Zonengebiete (Peridicticus) als bei Primaten an; er endigte aber auch wieder früher, bei Tarsius. Der 20. bis 18. thoraco-lumbale Spinalnerv, welche drei Nerven bei den Primaten mittels ihrer Rr. cut. lat. niemals mehr zum Rumpfe gehören, können bei den Halbaffen ihren ganz einfachen metameren Charakter am Abdomen noch besitzen. Der Parallelismus der Umwandlungen in beiden Abtheilungen ist kein absoluter, da die Primaten die Umformungen erst an einer Strecke des Weges aufnehmen, welche die Halbaffen selbständig bereits zurückgelegt haben, auf diesem Wege dann aber auch weiter geschritten sind als die Prosimier.

Individuelle Variationen sind allem Anscheine nach auch in der Zusammensetzung des N. cut. femoris lateralis nicht ungewöhnliche. Das ersieht man aus den Befunden bei Cynocephalus mormon, Hylobates syndactylus, Chimpanse, Gorilla, Orang und beim Menschen. Entweder handelt es sich bei der Bildung des Cut. fem. lat. um das Überwiegen des einen oder des anderen Spinalnerven, oder aber um die vollkommene Ausschaltung des einen, und zwar des mehr caudal gelegenen Nerven. In letzterem Falle spricht sich der Vollzug einer metameren Rumpfverkürzung auch am Nerven der Species aus.

Der N. cut. fem. lat. der Primaten sowie der Prosimier befindet sich in Bezug auf seinen spinalen Ursprung in einem sehr verschiedenartigen Zustande der Homologie. Wir können z. B. die Nerven bei Ateles, Cercopithecus und Semnopithecus, andererseits bei Hylobates leuciscus, dem Gorillamännchen und dem weiblichen Chimpanse mit einem gewissen Rechte als komplet homologe Gebilde bezeichnen. Sie sind komplet homologe Gebilde, in so fern die Volumsverhältnisse ihrer spinalen Wurzeln ungefähr je die gleichen sind. Andererseits leuchtet es ein, dass komplet homologe Nerven,

sobald man an deren feinere Zusammensetzung denkt, an die Anzahl der Nervenfasern in den spinalen Wurzeln etc., überhaupt nicht bestehen werden. Eine inkomplete Homologie beherrscht die Nerven z. B. bei Inuus und Cynocephalus mormon etc., bei Semnopithecus und Cynocephalus sphinx, bei Syndactylus und Leuciscus, bei Chimpanse ♂ und Mensch. In eine Homodynamie aber ist das Verhältnis überall da übergegangen, wo ganz andere Spinalnerven den Cut. femoris lat. bilden. Diese Homodynamie charakterisirt sich als eine imitatorische Homologie; d. h. durch eine derartige Übereinstimmung der Nerven, welche nur scheinbar ist, mag sie äußerlich auch noch so groß scheinen, welche durch das Einspringen verschiedener metamerer Spinalnerven beim Aufbaue eines Stammes zu Stande kommt. Die imitatorische Homologie wird nicht allein durch motorische Nerven und deren Endorgane, sondern auch durch sensible Elemente exemplificirt. Mit der Veränderung in den Nerven verändern sich hier auch die auf sie anwendbaren Begriffe. Man überzeugt sich bald von der seltenen Anwendbarkeit des Begriffes der »kompleten Homologie« auf ein und dasselbe Organ verschiedener Organismen; denn in der Regel dürften zwischen den Körpertheilen nur weitere Homologien bestehen.

Fig. 22.

Hautnerven der vorderen und medialen Fläche des Oberschenkels eines 5 Tage alten Knaben. 1 : 2.

Der Cut. fem. lat. ist der erste Nerv der Gliedmaße, welcher meistens Äste aus mehreren Spinalnerven empfängt. In der Regel ist er ein diplomeres Gebilde; nur selten ist er als monomeres (Cynoceph. sphinx, Syndact. lar, Orang, Mensch) und nur einmal als triplomeres (Inuus nemestrinus) erkannt worden. In dem Zusammentreten von zwei spinalen Ästen zu einem Nervenstamme äußert sich die Art der Verschiebungen von Hautgebieten des Rumpfes, welche in Übereinstimmung mit der metameren Reduktion des Rumpfes stehen. Das Verschmelzen jener spinalen Nervenäste erfolgt in verschieden intensivem Grade; es leitet sich stets peripher ein. Es ist oft bis auf die Austrittsstelle des Nerv. cut. fem. lat. durch die Bauchdecken oder die Fascia lata centripetal fortgesetzt. Zuweilen verlassen die aus verschiedenen Spinalnerven sich ableitenden

Bestandtheile des Cut. fem. lat. selbständig die Fascie. Dieser Erscheinung ward oben Erwähnung gethan. Die Verschmelzung kann in sekundärer Art über die dorsale Bauchwandung sich medianwärts fortpflanzen, wodurch das Lenden-Nervengeflecht neue Komplikationen erfahren muss. Meistens können die im Becken bereits zusammengetretenen Wurzeln des N. cut. fem. lat. noch ohne jegliche Schwierigkeiten auf präparatorischem Wege isolirt werden.

Die metamere Verkürzung des Rumpfes trägt an der Ausbildung des Plexus lumbalis bei, da sie die Ursache der Konfluenz von Hautästen verschiedener Spinalnerven ist.

Beim Vergleiche aller Befunde mit einander, so weit sie die Austrittsstelle des Nerven durch die Fascie betreffen, findet man die letztere in Übereinstimmung nahe dem Darmbeinkamme und in derselben Flucht mit den Austrittsstellen truncaler lateraler Hautnerven. Die Textfiguren 2, 4 und 6 bringen dies Verhalten deutlich zur Anschauung. Als Ausnahme von diesem normalen Verhalten bei Primaten fällt dasjenige auf, welches ich vom Knaben dargestellt habe (Fig. 23, 24). Der Nerv betritt beim Menschen die Fascie zuweilen weiter ventralwärts und kann selbst in der Mitte des Ligamentum ing. gefunden werden, wie es auch die Fig. 23 zeigt. Gegenüber dem Typischen bei anderen Formen liegt hier eine Verlagerung der Austrittsstelle des Hautnerven zu Tage, welche als eine progressive bezeichnet werden muss.

Diese progressive Erscheinung gewinnt an Bedeutung durch ihr Zusammenhalten mit jener anderen, wo Nervenzweige, sonst allgemein als Äste des Nerv. cut. femoris lat. erkennbar, größere Selbständigkeit erlangen und dann selbständig die Fascie durchbohren. Ein sprechendes Beispiel hierfür liefert der Befund beim 5tägigen Knaben. Der Nerv *a* der Fig. 22 ist ein Zweig des N. cut. fem. lat.; der Nerv *b* empfängt wie dieser Zufluss aus dem 14. thoracolumbalen Spinalnerven. Die Äste *a* und *b* gelangen nun, jeder für sich, distal vom Leistenbande zur Vorderfläche des Oberschenkels und ersetzen hier einen R. ventralis des Cut. fem. lat., welcher beim Menschen in seinem primitiven Verhalten nur noch selten zu bestehen scheint, auf der Fig. 23 indessen sehr gut ausgeprägt ist. Bei Thieren ist dieser ventralwärts ziehende Ast ein sehr konstanter Begleiter der anderen typischen Äste des Cut. fem. lateralis. Man betrachte z. B. die Textfigur 9, auf der der Ast, die Inguinaldrüsen durchsetzend, parallel dem Leistenbande bis zur Schamgegend zieht. Indem der sonst ventralwärts laufende Ast des Cut. fem. lat. beim

Menschen durch frühzeitige Lostrennung vom Stamme und selbständigeren Verlauf im Becken weiter medianwärts als sein Stamm die Fascie durchbohrt, gesellt er sich als ein abgezweigtes neues Glied den Extremitätennerven hinzu. Ihm gebührt das Prädikat eines N. lumbo-inguinalis für die ins Leben getretene Selbständigkeit. Das

Fig. 23.

Fig. 24.

Plexus lumbo-sacralis und Verbreitung seiner Hautnerven an der vorderen und seitlichen Fläche des Oberschenkels eines 4 Monate alten Knaben. 1:2.

Prädikat in diesem Sinne kommt dem N. lumbo-inguinalis mit Fug und Recht aber nur dann zu, wenn er aus demselben Spinalnerven sich herleitet, welcher den lateralen Hautschenkelnerv aufbaut. Wir dürfen also nicht übersehen, dass der N. lumbo-inguinalis, falls er aus dem gleichen Spinalnerv wie der Cut. fem. lat. sich herleitet, nichts Anderes als ein losgetrennter Theil dieses ist. In gleicher Weise und aus gleichen Gründen betrachteten wir schon früher den

durch den Canalis inguinalis verlaufenden Hautnerven, den N. inguinalis oder N. sperm. ext., als R. cut. ant. desjenigen Spinalnerven, dessen lateraler Hautast sehr häufig dem lateralen Hautschenkelnerv einverleibt ist. Es wird dem Leser die Vorstellung indessen nicht mehr fremd erscheinen, dass wir den N. inguinalis von Beziehungen zum N. cut. fem. lat. völlig loslösen, sobald verschiedene Spinalnerven beiden Gebilden zugehören. Dass dies häufig der Fall ist, lehrt die Tabelle auf pag. 342. Die Verbindung des R. cut. ant. des Spinalnerven mit dem R. ventralis des N. cut. fem. lat. aus dem gleichen Segmente kann im Becken erfolgen und dann beim Menschen, falls der R. cut. ant. als N. inguinalis den Leistenkanal passirt, die eine der vielfachen Kombinationen hervorrufen, welche im Auftreten eines Nervus genito-cruralis fälschlicherweise oft als etwas Konstantes beschrieben wird. Das allen Bedingungen eines normalen N. genito-cruralis entsprechende Gebilde des Menschen umfasst:

1) einen N. lumbo-inguinalis, welcher im Gebiete des ventralen Astes eines Cut. femoris lat. sich verzweigt, und selbst als solcher, vom Stamme losgelöst, zu gelten hat, falls die spinale Abstammung beider es zugesteht;

2) einen N. spermaticus externus. Er enthält motorische und sensible Elemente. Die sensiblen vergegenwärtigen den Cut. ant. eines Spinalnerven, welchem der Cut. femoris lat. als Cut. lat. zuzugehören pflegt. Der Cut. anterior (spermat.) kann einem mehr oral gelegenen Spinalnerven entstammen, dessen Cutaneus lateralis am Rumpfe oder an der Hüfte sich verästelt. Die motorischen Elemente des N. spermat. ext. sind für den M. cremaster und benachbarte Bündel der breiten Bauchmuskeln bestimmt und demgemäß dem männlichen Geschlechte zu eigen. Die motorischen Elemente stammen meist aus dem 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven, können aber auch aus dem 14. sich herleiten. Letzteres ist beim 5 Tage alten Knaben der Fall (vgl. Tabelle pag. 342). Ihrem Verbreitungsgebiete nach sind sie Theile derjenigen Nervenzüge, welche zwischen Obliquus internus und Transversus abdom. bis gegen die ventrale Medianlinie gelangen und dann auch die Rr. cut. anteriores abgeben. Der motorische Theil des N. spermat. ext. kann einem Spinalnerven angehören, der auch den Cut. fem. lat. aufbaut (Fig. 31). In diesem Falle zeugt er von der ursprünglichen Rumpfnatur des letzteren. Motorische Fasern können aber auch von einem mehr proximalen Spinalnerven abgegeben werden. Dann hat die Rückbildung im

distalen Segmentgebiete der Bauchmuskulatur entweder größere Dimensionen angenommen, oder die imitatorische Transformation von Rumpf- zu Extremitätenmuskeln ist wirklich eine Etappe weiter fortgeschritten.

Die Zustände am N. genito-cruralis sind zu gruppiren. Eine Gruppe würde die Fälle umfassen, in welchen alle Bestandtheile am »normalen« Nerven wahrnehmbar sind, aber unter einander einen verschiedenen spinalen Ursprung besitzen. Da mehrere Kombinationen äußerlich von großer Übereinstimmung sein können, der inneren Zusammensetzung nach aber grundverschiedene Dinge vorliegen, die aus der imitatorischen Nachbildung sich erklären lassen, so ist zu ihrer Feststellung eine genaue anatomische Untersuchung nöthig, welche bisher nicht angestellt ist. Eine zweite Gruppe dürfte diejenigen Abweichungen umfassen, in denen der eine oder der andere Bestandtheil des Nerven nicht angetroffen wird. Dabei wird man geneigt sein, immer demjenigen Nerven den Namen eines Genito-cruralis beizulegen, welcher gestreckten Verlaufes durch die Bauchhöhle eilt. Es können hier mehrere Nerven ähnlichen Verlaufes bestehen und zusammen als Genito-cruralis aufzufassen sein. Dem Nerven können fehlen: die sensiblen Elemente, fernerhin die motorischen Fasern des Spermat. ext. Werden beiderlei Fasern vermisst, so bleibt von den Bestandtheilen eines »normalen« Genito-cruralis allein der N. lumbo-inguinalis übrig, welcher seinen Weg durch die Fossa iliaca einschlägt, das Lig. inguinale passirt und zur proximalen ventralen Fläche des Oberschenkels gelangt. Diese Kombination der Astvertheilung eines »Genito-cruralis« scheint beim Menschen nicht selten vorzuliegen. Mit Sicherheit konnte ich solches Verhalten analysiren und fand, dass ins Gebiet des N. spermat. ext. der im Verlaufe durch die Bauchdecken primitiv sich verhaltende 13. thor.-lumb. Spinalnerv als Cut. ant. verlief und Cremasternerven durch den Leistenkanal treten ließ; indessen ins Gebiet des Lumbo-inguinalis ein Ast des 14. Spinalnerven gelangte, der als R. ventralis vom Cut. femoris lateralis sich loslöste und frei durchs Becken sich den Weg bahnte. Also der 14. Spinalnerv, welcher früher als der 13. die Gliedmaßenbeziehungen gewann, war hier durch den charakteristischen Verlauf eines Genito-cruralis ausgezeichnet. Wenn der Lumbo-inguinalis zuweilen dem Musculus transversus abdominis (Cruveilhier, 1871), oder dem Musculus obliquus internus und dem M. transversus abdom. Zweige zuführt (Krause, 1880, pag. 210), so sind diese Zweige als Bestandtheile eines gewöhnlichen Rumpf-

nerven zu deuten, welche auch mit dem Spermat. ext. laufen können. Drittens kann der Lumbo-inguinalis beeinträchtigt sein. Fehlen alle durch den Lumbo-inguinalis zur Haut gelangenden Fasern, so bleibt vom Genito-cruralis allein der Spermaticus extern. übrig. Bei dieser Kombination, in welcher der mehr proximale Spinalnerv den Ast mit freiem Verlaufe durchs Becken besitzt, wird der Lumbo-inguinalis als Ast eines mehr distalen Spinalnerven und im engeren Verbande mit dem N. femoralis, als ein Ast dieses, angetroffen. Eine noch andere Art auftretender Schwankungen besteht im Fehlen des ganzen Nervenstammes.

Da die Elemente eines »Genito-cruralis« dennoch im Endgebiete angetroffen werden, so müssen sie jeweilig eine andere Bahn eingeschlagen haben. Dieser Umstand zeigt nun auch, dass die Variationen, welche den Nerven als inkompleten erscheinen lassen, stets mit Verlaufsschwankungen der im Genito-cruralis fehlenden Nervenäste verbunden sein müssen. Die losgelösten Zweige können die Bahnen des N. cut. femor. lat. einschlagen. In diesem Falle sind die Zweige primitive Bestandtheile des letzteren und entsprechen einem Lumbo-inguinalis, welcher, wie wir gesehen haben, einem R. ventralis des Cut. femoris lat. gleichwerthig ist. Dies Verhalten ist den Anatomen bekannt; Krause und Telgmann führen es unter den Nervenvarietäten auf (1868, pag. 34). Zweitens können die vom Genito-cruralis losgelösten Zweige die Bahn eines gewöhnlichen thoraco-lumbalen Rumpfnerven, des 12. thorakalen oder des 1. und 2. lumbalen Spinalnerven einschlagen, zwischen dem M. obliq. int. und dem M. transversus abdominis zum Canalis inguinalis, zum Cremaster und zur Haut der Regio pubica gelangen. In diesem Falle fehlen dem Genito-cruralis Theile oder gar der ganze Spermat. ext., welcher in seinem normalen Verhalten beim Menschen ein losgelöster Zweig eines einfachen spinalen Rumpfnerven ist. Noch andere Bahnen, welche von Ästen des Genito-cruralis eingeschlagen werden können, sind Zwischenformen zwischen den normalen und den »abnormen« Bahnen und charakterisiren sich durch den mehr oder weniger direkten Verlauf der Nerven zu ihren Endgebieten dadurch, dass sie die Bauchdecken an verschiedenen Stellen, in den extremen Zuständen einerseits in der Nähe des lateralen Eintrittes eines Ileo-inguinalis oder Ileo-hypogastricus (des normalen 1. Lumbalnerven), andererseits nahe der ventralen Medianlinie betreten. Die Variationsbreite ist dem entsprechend eine sehr große.

Wird die Bahn des Cut. femoris lateralis oder eines spinalen,

12., 13. oder 14. thoraco-lumbalen Rumpfnerven betreten, so haben wir es, wie bei vielen Prosimiern und Affen, mit einem indifferenten Zustande zu thun. Der »normale« menschliche Genito-cruralis ist andererseits das Endstadium einer progressiven Ausbildung. Die Ursache für die letztere beruht in der allenthalben ausgesprochenen Tendenz, dass die Nerven auf dem kürzesten Wege ihr Endgebiet zu erlangen streben. Dieser Vorstellung begegnet man auch bei Eisler (1892, pag. 99 [77]) wieder, welcher sie in gleicher Weise auf Äste des 1. und 2. Lumbalnerven anwendet. Die medianwärts zur Schenkelhaut ziehenden Äste eines Cut. femoris lateralis niederer Primaten meiden beim Menschen den Umweg, den ihnen der in seiner Lage veränderte Stamm des Cut. femoris lat. zudiktiren würde. Der Nervenstamm ist durch die gestreckte Haltung der unteren Extremität beim Menschen unter andere Bedingungen gelangt als bei den Affen. Wohl im Zusammenhange hiermit findet die centripetale Loslösung eines »Lumbo-inguinalis« vom Cut. femoris lateralis erst beim Menschen statt. Auf den Textfiguren, so weit sie Zustände bei Affen wiedergeben, findet man den R. ventralis (lumbo-inguinalis) an den Cut. femor. lat. gebunden. Es fehlt jedoch nicht an mancherlei Versuchen, eine Selbständigkeit für ventralwärts sich ausbreitende Äste des Cut. femoris lateralis herzustellen. Diese äußert sich im Hervorbrechen des getheilten Cut. fem. lat. an verschiedenen Stellen durch die Fascie. Bei Semnopithecus der Textfigur 5 erscheint ein Ast des 15. Spinalnerven an einen des 16. gebunden. Der diplomere Nerv entsendet den R. ventralis und die zur Lateralfläche des Oberschenkels ziehenden Äste, indessen der R. dorsalis, allein aus dem 15. thoraco-lumbalen Spinalnerven sich herleitend, lateral vom ersteren die Fascie durchbohrt. Ähnliche Erscheinungen stellten sich bei Cercopithecus der Textfigur 7 ein. Sie erscheinen in sehr prägnanter Weise wieder beim Gorilla der Textfigur 16, wo der aus dem 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven entstammende Cut. femoris lat. eine Scheidung seiner mehr ventral- und dorsalwärts ausgebreiteten Äste beim Betreten der Fascie deutlich zu erkennen giebt. Prächtige Andeutungen früher Trennung des ventralen Astes vom Stamme des Cut. fem. lat. erkennt man beim Orang der Textfiguren 18 und 21, wo beide Mal am 13. thorakalen Spinalnerven die Vorboten eines selbständigen N. lumbo-inguinalis sich eingestellt haben. Sobald der als Lumbo-inguinalis deutbare Hautast gleiche spinale Herkunft wie der Cut. fem. lat. besitzt, ist nach meiner Ansicht eine andere Deutung für ihn als die eines abgelösten R. ventralis ausgeschlossen.

Letzterer braucht aber nicht vollständig in den Lumbo-inguinalis übergegangen zu sein, wie andererseits auch andere Hautäste sich ihm angeschlossen haben können. Ein jeder einzelne Fall muss auch hier für sich beurtheilt werden, wobei es sich herausstellen wird, dass das Zurückführen aller Hautnerven auf Äste veränderter Intercostalnerven im strengsten Sinne nicht mehr möglich ist. Eisler's Auseinandersetzungen über diese Fragen sind, wie ich glaube, nicht abschließender Natur; sie sind aber, wie die ganze Arbeit, von guten Gedanken durchsetzt (vgl. 1892, pag. 40—41). Es ist z. B. nicht stichhaltig, wenn als allgemein gültig ausgesagt wird, dass ein lateraler Ast des Lumbo-inguinalis den R. posterior des Cut. femoris lat. vertreten müsse (vgl. pag. 41). Ist dieser diplomer, der Lumbo-inguinalis indessen monomer, so kann sowohl der Cut. fem. lat. als auch der Lumbo-inguinalis je einen R. dorsalis (post.) besitzen. Man durchmustere die Textfigur 18; an ihr wird man hiervon sich überzeugen können. Dass die menschlichen Verhältnisse sich genau wie die thierischen individualisiren und als individuelle Varietäten ganz gleich betrachtet werden müssen, ist einleuchtend.

Den N. lumbo-inguinalis betrachte ich auf Grund vergleichend-anatomischer Befunde als den umgewandelten R. ventralis eines Cut. femoris lateralis, an dem allerdings mannigfaltige neue Kombinationen auftreten mögen. Der Cut. perfor. anterior, der sich aus demselben Spinalnerven herleitet, ist oftmals in die Bahnen des N. femoralis übergegangen; er kann aber auch im Spermaticus externus auftreten. Letzteres ist auf Fig. 18 und 22, beides auf Fig. 21 verwirklicht. Im N. fem. allein findet man den Cut. ant. auf Fig. 16 etc.

Der Lumbo-inguinalis ist in vielen Zuständen sicherlich kein Cut. perfor. ant. Wenn v. Langer-Toldt (1893, pag. 621) den gesammten N. genito-cruralis als R. perfor. ant., den Cut. femoris lateralis als R. perfor. lat. des zweiten Lendennerven hinstellen, so sind so viele Ungenauigkeiten hiermit verknüpft, dass allein in der Idee, die Nerven auf das Schema von Intercostalnerven zurückzuführen, Gutes liegt.

Der zum Gebiete des Lumbo-inguinalis selbständig und gestreckt verlaufende Nerv liegt ventral vom N. femoralis. Diesem kann er inniger sich anschmiegen und dann selbst ein sich frühzeitig wieder loslösender Ast des N. femoralis sein. Hierdurch wird eine neue Kombination der Verlaufsvarietäten der Äste des »normalen« Genito-cruralis gegeben. So gelangen allmählich, zuerst die einem Cut. ant., dann die einem R. ventralis des Cut. fem. lat. entsprechenden Nervenäste in die Bahn des N. femoralis.

Der Vorgang, welcher durch die Verlagerung des ventralen Astes gegeben ist, kann durch größere Zweige und selbst durch den ganzen Cut. fem. lat. wiederholt werden. Er äußert sich im Durchbohrtsein der Fascie durch jenes Gebilde an einer mehr medianwärts befindlichen Stelle (vgl. Textfig. 23). Der laterale Hautnerv verläuft nach Eisler in 18 %, nach J. A. Schmidt nur in 6 % mit dem N. fem. gemeinsam zum Oberschenkel. Die zur Regio trochanterica und Hüfte gelangenden Äste werden dann natürlich einen lateralwärts bogenförmigen Verlauf, häufig eigenthümlichster Art, von der Antrittsstelle des Stammes unter dem Leistenbande einschlagen müssen (vgl. auch Fig. 23).

Die Ursache für die gestreckte Verlaufsart des N. spermaticus externus beruht in der verhältnismäßig frühen Fixirung der Endgebiete, welche aus der Entstehung aller mit dem Descensus der Keimdrüsen im Verbande stehenden Vorgänge sich herleiten lässt. Für die Scrotal- resp. Labialhaut und den Cremaster werden frühzeitig auch die Nerven bestimmt, die bereits in frühen ontogenetischen Zeiten unbehindert möglichst direkt ihrem Gebiete zueilen können, da sie als selbständige Nervenbündel aus der bindegewebigen Umhüllung des ihnen Anfangs zugehörigen Stammes sich wohl loswinden werden. Es ist bedeutungsvoll, dass ein Nervus inguinalis nicht erst beim Menschen auftritt, sondern bei niederen Säugethieren, bei Prosimiern und Primaten gefunden wird. Ein N. inguinalis oder Spermat. ext. unterscheidet sich hierin sehr wesentlich vom Lumbo-inguinalis, da die Ursache für das Selbständigwerden beider Nerven ein grundverschiedenes ist. Hier ist die frühe Anlage der Bursa inguinalis, des Conus inguinalis sowie des Processus vaginalis, dort ist die Umänderung der Haltung der hinteren Extremität für die Erscheinungen in Rechnung zu bringen.

Die Annahme, dass der Genito-cruralis auf den Typus eines Segmentalnerven zurückgeführt werden könne, ist in allen denjenigen Fällen völlig unstatthaft, wo mehrere Spinalnerven ihn aufbauen, wo z. B. der Spermat. ext. als Ast des Ileo-inguinalis aus dem 13., der Lumbo-inguin. als Ast des 14. thor.-lumb. Spinalnerven sich hervorthut.

Die Ablenkung von Zweigen, vom lumbo-inguinalen, von größeren Ästen und vom ganzen Stamme des Cutan. femoris lateralis sowie die Überleitung in die Bahn des Nervus femoralis hängen wieder von der natürlichen Tendenz ab, dass Hautäste möglichst rasch ihrem Endgebiete zustreben. Aus der Erscheinung des engeren Anschlusses der genannten Elemente an den N. femoralis spricht die Verschiebung, welche die Endgebiete erlitten haben. Diese aber steht im Verbande mit dem umfassenderen Processe einer allmählichen Einverleibung von

mehr proximal befindlichen spinalen (Rumpf-)Nerven in solche der Gliedmaße. Eben so wie Hautnerven des N. femoralis, so lauten unsere Schlussfolgerungen, früher Theile des Cutan. femoris lateralis oder dieser ganz gewesen sein müssen, so zeichnet sich in den aufgeführten Varietäten jetzt noch der lange beschrittene Weg der Umwandlung vor unseren Augen ab.

Diese Ausführlichkeiten sind dem N. genito-cruralis des Menschen sowie den mit ihm zusammenhängenden Gebilden desshalb gewidmet, weil an diesem Nerven ein Theil der Schwierigkeiten der behandelten Fragen, zugleich aber sich darthun lässt, dass die menschliche Anatomie des Ausbaues noch fähig ist. Es durfte aber auf den Genito-femoralis auch desshalb an dieser Stelle eingegangen werden, weil er durch einige seiner Bestandtheile an den Cut. fem. lat. eng geknüpft ist.

In der medialen Verschiebung der Austrittsstelle des N. cut. fem. lat., im Auftreten selbständiger lumbo-inguinaler Äste, in der reichen Kombination von Zuständen, welche schließlich zur Bildung eines N. genito-femoralis führen, liegen mannigfaltige Versuche zur progressiven Umwandlung im Gebiete von Spinalnerven, welche an der Grenze von Rumpf und Gliedmaße sich verbreiten und demgemäß mit am meisten von den namhaft gemachten, hier stattfindenden Verschiebungen beeinflusst werden. Aus diesen Ursachen offenbaren der N. cut. femoris lateralis sowie der N. genito-femoralis, sobald man sie in ihrem natürlichen genetischen Zusammenhange mit einander sowie mit anderen Gebilden zu verstehen sich bemüht, uns so viele Daten interessanter Bewegungserscheinungen bei höchsten Organismen. Eine Erscheinung von mehr untergeordneter Bedeutung darf vielleicht mit den progressiv beim Menschen wahrnehmbaren Verlagerungen von Nervenstämmen in Beziehung gebracht werden. Sie beruht in dem rückläufigen Verhalten von Ästen des N. fem., wie es z. B. auf den Figg. 22 und 23 dargestellt und von verschiedenen Seiten beschrieben worden ist. Voigt erwähnte (1864, pag. 14) einen 3 bis 4 mal beobachteten Zustand von einem Zweige des N. ilio-inguinalis, welcher nach seinem Verlaufe unter dem Lig. inguinale 13 cm weit über der Schenkelfläche den Weg einschlug, um dann die V. saphena zu umgreifen und zur Regio pubis zurückzueilen (1864, pag. 34). Stets wird der rücklaufende Nerv seine Existenz dem sehr nebensächlichen Umstande zu verdanken haben, dass er mit dem ihm zugehörenden Stamme eine Strecke weit fester verbunden geblieben ist. Voigt legte derartigen Nervenzweigen den Namen der Nn. recurrentes bei (l. c. pag. 9).

Überall da, wo der N. cut. fem. later. diplomer ist, also Elemente

aus zwei Spinalnerven empfängt, wo das Endgebiet dieser zugleich gut festgestellt worden ist, da entsendet der mehr oralwärts sich befindende Spinalnerv seine Elemente zur ventralen Fläche, der aboral sich anschließende Spinalnerv aber die seinigen zur lateralen Fläche des Oberschenkels. Für den 15. und 16. Spinalnerven, so weit sie sich eben am N. cut. fem. lat. betheiligen, ist solches bei Hylobates syndact. (Textfiguren 8, 9) sicher nachgewiesen, für den 15. und 14. bei Gorilla (Textfiguren 13, 14), für den 14. und 13. beim Orang (Textfigur 17, 18) und Menschen (Textfigur 23, 24). Gleiches beobachtete ich früher bei Hyl. leuciscus für den 15. und 14., bei Galago und Avahis für den 17. und 16. thor.-lumb. Spinalnerven. — Aus der Verbreitung der Hautnerven entnehmen wir die Lage metamerer Hautgebiete. Die direkt an den Rumpf sich anschließenden nehmen also mehr die ventrale, vordere Schenkelfläche ein, die distal folgenden metameren Hautgebiete bekleiden mehr die laterale Fläche des Oberschenkels.

In der Verzweigungsart des Cut. fem. lat., die noch eine metamere Anordnung der Hautgebiete erkennen lässt, erblicke ich gewichtige Merkmale früherer Zugehörigkeit des N. cut. fem. lateralis zum Rumpfe. Diese reihen sich den oben vorgeführten Symptomen an, welche für die langsam erst erworbene Extremitätennatur des Nerven sprechen.

Der N. genito-cruralis und Cut. femoris lateralis in ihrer Beziehung zu ventralen und dorsalen Plexusderivaten.

Im Plexusgebiete, aus welchem der Cut. femoris lateralis und der Genito-cruralis hervorgehen, treten neue Eigenthümlichkeiten auf, welche in gegenseitigen festen Lagerungsbeziehungen der Nervenwurzeln beruhen. Sie werden in caudal sich anschließenden Plexustheilen noch deutlicher, weil sie hier früher erworben und daher auch fester eingebürgert sind. Sie äußern sich in der zuweilen scharfen Sonderung von ventralen und dorsalen Strängen, welche die Nerven formen. Paterson (1887 und 1889), welcher wie Goodsir bereits 1887 aus den Spinalnerven des Plexus die Art der Segmentirung der Gliedmaßen erschließt, hat den N. tibalis und N. obturatorius als ventrale, den N. peroneus und N. cruralis als dorsale Bestandtheile im Plexus lumbo-sacralis erkannt. Er vermag in Übereinstimmung mit den von Herringham (1887) an der oberen Extremität gewonnenen Resultaten genaue Angaben über die gesetzmäßigen Verzweigungen der dorsalen und ventralen Plexuswurzeln zu machen.

Eisler (1892) baut die neue Lehre aus, verändert sie, indem er z. B. im N. cruralis sowohl ventrale als auch dorsale Geflechtstheile nachweist. Er giebt an, »dass der N. spermaticus externus und der Theil des Lumbo-inguinalis, der neben und in der Fossa ovalis des Schenkels erscheint, sich deutlich ventral, der Lateralast des Lumbo-inguinalis dagegen ausgesprochen dorsal vom Plexus entwickeln« (pag. 41). Der ganze Cut. femoris lateralis wird als dorsales Derivat des Plexus gedeutet, womit das Schwalbe'sche Schema sowie Henle's Abbildung übereinstimmen, welchem Verhalten das Gegenbaur'sche Schema aber keine Rechnung trage, daher zu berichtigen sei (pag. 42). Ich halte diese Angaben, wenn man die Möglichkeit einer größeren Breite von Schwankungen, die dann aber nicht in dieses Schema passen, zugiebt, nicht für bedeutungslos, da sie die strenge, ja steife Gesetzmäßigkeit, welche der englische Autor befürwortet, in die mildere Bahn natürlicher, mannigfacher sich äußernder Einrichtungen lenken. Es lässt sich indessen nachweisen, dass unter ventralen Ästen im Plexus solche existiren, welche noch mehr ventral als andere liegen, dass man desshalb selbst Eisler's Angaben noch weiter fassen muss. Die Textfigur 31 liefert ein Beispiel. Der N. spermat. ext. lässt seine Wurzel aus dem 13. thor.-lumb. Spinalnerv ventral vom ganzen 14., mithin auch ventral vom Nerven *a* verlaufen, welcher dem Cut. fem. lat. sich anfügt, ihn wieder verlässt, um als Lumbo-inguinalis (Fig. 22) am Oberschenkel zu erscheinen. Der Nerv also, welcher der ventralen Medianlinie benachbart die Haut versorgt, liegt im Plexus ventral von Ästen, welche weiter lateralwärts zur Haut gelangen. Und so steht denn auch der Cut. fem. lat. im selben Lagerungsverhältnis zum Lumbo-inguinalis wie dieser zum Spermaticus externus. Die ventrale Anordnung derjenigen Bündel von thoraco-lumbalen Nerven, welche weite Strecken der Rumpfwand bis zur ventralen Medianlinie zurücklegen, ist zuweilen leicht nachweisbar. In gleicher Weise erkennt man die Nervenbündel, welche dem Cut. lateralis (perfor.) sowie Äste zum M. obliquus ext. entsenden, streckenweise wenigstens in einer ausgesprochenen dorsalen Lage (vgl. den 13. und 14. Nerv der Fig. 26). Diese gegenseitige Bündellage im Nerven kann kaum eine andere sein, da dessen Struktur doch eine geordnete ist und hier aus der Reihenfolge abgelesen werden kann, nach welcher die Bündel den Stamm verlassen. Was Paterson und Eisler an Bestandtheilen des Plexus lumbo-sacralis in verdienstlichster Weise kennen lehrten, ist vorgebildet an den reinen Rumpfnerven. Die verschiedenen Lagerungs-

verhältnisse der Nervenbündel gegen einander treten deutlicher in die Erscheinung, sobald die einen direkt zu Regionen der Extremität gelangen, welche umgewandelten ventralen Theilen des Rumpfes entsprechen, die anderen aber geraden Verlaufes zu Theilen verlaufen, welche umgewandelten, mehr lateral gelegenen Rumpftheilen den Ursprung verdanken. Durch den lang ausgezogenen Verlauf von Nerven, durch die Überkreuzung, welche aus dem Aufsuchen verschiedener Endgebiete sich herleitet, prägt sich am Plexus in caudaler Flucht allmählich die ventrale und dorsale Lage der Nerven, welche ihr Endgebiet in Theilen von mehr ventral oder mehr dorsaler Herkunft besitzen, stärker und stärker aus. Trifft dies aber zu, so wird man die Endgebiete, welche z. B. durch den N. spermaticus ext., den Obturatorius und den N. tibialis versorgt werden, aus Abschnitten des Rumpfes herleiten müssen, welche ursprünglich eine der ventralen Medianlinie benachbarte Lage besessen haben, indessen die Endgebiete des N. cut. fem. lat., des N. peroneus eine laterale Lagerung am Rumpfe eingenommen haben. Wie auch die Fragen einmal im Speciellen beantwortet werden mögen, so ist doch schon jetzt zuzugeben, dass jenes Verhalten am Geflechte auf sehr gewichtige, allgemeine Momente in der Gliedmaßenentwicklung hinweist. Doch wird man immerhin vorsichtig sein müssen, allzu weit gehende Schlüsse aus der gegenseitigen Lage der Nervenwurzeln im Plexus zu ziehen. Diese Thatsachen aber heranzuziehen zur Lösung der Frage der Gesammtumwandlung der Gliedmaße ist von größtem Nutzen, wie es Eisler's Untersuchung in manchen Punkten bewahrheitet.

Es erwächst nun für uns die Aufgabe, zu prüfen, welche Lage die Wurzeln des Genito-cruralis und des Cut. fem. lateralis im Plexus der Primaten einnehmen. Der Genito-cruralis bewährt sich als ein primitives Gebilde, dessen R. lumbo-inguinalis der ventrale Ast des Cut. fem. lat. ist (vgl. z. B. Textfiguren 3, 5, 7, 9, 14, 16, 18, 21), sich also direkt auf den typischen Ast eines Cut. lateralis des Rumpfes zurückführen lässt. Die Wurzelfäden haben im Plexus selbständige Lagerung noch nicht erworben. Vielleicht handelt es sich um ventral im Cut. fem. lat. gelegene Bündel, die als lumbo-inguinale das ventrale Territorium aufsuchen. An drei Objekten habe ich die ins lumbo-inguinale Gebiet ziehenden Nerven centripetal bis zum Plexus verfolgt. Die Zustände nehmen sich selbst hier schon sehr verschieden aus. Diese Verschiedenheit hängt ab von der mono- oder pleiomeren Zusammensetzung des Cut. femoris lateralis. Ist dieser monomer, wie beim Orang der Textfiguren 21 und 30 — er stammt

aus dem 13. thorakalen Spinalnerven, — so gelangt das ventral gelegene Nervenbündel (*c*) nicht allein in lumbo-inguinale Regionen, sondern entsendet auch sehr kräftige Bündel bis zur Kniegegend herab, die hier mediale Flächen aufsuchen (Fig. 21). Da Zweige des N. femoralis aus dem 13. Spinalnerven sich lateral anreihen, so ist ein gewaltiges Hautgebiet unter gleicher spinaler Herrschaft. Eisler hält es, wenn schon aus ganz anderen Gründen, für wahrscheinlich, dass der Cut. fem. lat. mit einer Portion des Cut. fem. medialis zusammengehöre (1892, pag. 43). Diese Zusammengehörigkeit kann je nach der spinalen Herkunft bestehen oder nicht bestehen. Zweitens kann der Cut. fem. lat. diplomer sein. Dies ist der Fall bei Simia satyrus der Figuren 29 und 18, sowie bei Troglodytes gorilla der Textfigur 14 und der Tafelfigur 13. Hier ist je die proximale spinale Wurzel ventralwärts von der distalen gelagert. Die Wurzel aus dem 14. thor.-lumb. Spinalnerven liegt vor der aus dem 15. bei Gorilla (Tafelfigur 13); die Wurzel aus dem 13. Spinalnerven befindet sich in ventraler Lage von derjenigen aus dem 14. beim Orang. Diese proximale, mehr cranial gelegene Wurzel verbreitet sich bei beiden Anthropoiden ganz nach Art eines Cut. lateralis und enthält demgemäß außer lumbo-inguinalen (ventralen) Ästen auch dorsal verlaufende. Der Lumbo-inguinalis von Primaten kann nicht in ein so ganz einfaches Schema gebracht werden. Der Nerv des Menschen scheint noch sehr viel größeren Schwankungen unterbreitet zu sein.

Da, wo der Ram. spermaticus externus wirklich als selbständiger Bestandtheil im Plexus lumbalis angetroffen wird, bewahrheitet sich die Annahme, dass er als umgewandelter Cut. ant. (perf.) in ventraler Lage sich befindet, wie es für die menschlichen Verhältnisse bekannt ist. Prägnant ist die Sachlage bei Hylobates (Textfigur 27 und 9) ausgesprochen. Der als N. inguinalis bezeichnete Spermaticus ext. liegt mit beiden Wurzeln aus dem 13. und 14. thor.-lumb. Spinalnerven ventral und erscheint im Beginne der Ablösung vom Cut. fem. lat., im Beginne des Selbständigwerdens. Er erweist sich als der R. ant. zum Cut. lat. iliacus, hat aber selbst in metamerer Hinsicht nichts mit dem Cut. fem. lat. zu thun, eben so wenig als mit dem lumbo-inguinalen Hautaste, dem R. ventralis des Cut. fem. lat., der aus dem 15. thor.-lumb. Spinalnerven herstammt. — Primitiver verhält sich der Spermat. ext. beim Gorilla der Textfigur 28; er ist ein zwischen den Bauchdecken verlaufender R. ant. des 13. Spinalnerven und hat wie bei Hylobates keine metamere Beziehung zum Cut. fem. lateralis und keine Verwandtschaft mit dem lumbo-inguinalen Aste des letz-

teren (vgl. Textfigur 16), da dieser aus dem 14. Spinalnerven herstammt. Der Spermaticus ext. des Gorilla wird im subcostalen Verlaufe eine mehr ventrale Lage zum Cut. lat. eingenommen haben. Bei beiden Exemplaren vom Orang sind die als Rr. spermat. ext. anzusprechenden Nerven in freiem gestreckten Verlaufe durch die Fossa iliaca zu verfolgen; sie befinden sich ventralwärts von den Plexusderivaten, die sie kreuzen. Bei beiden Exemplaren stammt der Spermat. ext. aus dem 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven, gehört segmental zum Cut. fem. lat. und darf als dessen Cut. ant. betrachtet werden. Auf Fig. 29 empfängt der Cut. fem. lat. noch vom 14. Spinalnerv eine Wurzel, so dass der Spermat. ext. hier nur einem Theile des Cut. fem. lat. zugehören kann. Auf Fig. 30 entsendet der 12. Thorakalnerv durch seinen Ram. ant. einen Spermat. externus. Letzterer ist daher diplomer; indessen der Cut. fem. lat. sich monomer erweist. Ein Theil des Spermat. ext. hat also mit dem Cut. fem. lat. in segmentaler Beziehung nichts zu thun. Der ganze Spermat. ext. der Fig. 29 gehört segmental zum lumbo-inguinalen Ast des Cut. fem. lateralis; er liegt mit der Wurzel aus dem 13. Spinalnerv ventral von derjenigen Wurzel, die der Cut. fem. lat. aus dem 14. bezieht. Da diese 13. spinale Wurzel des Cut. fem. lat. ganz nach Art eines Cut. lat. auch mit dorsalen Ästen sich verzweigt, so darf man hier aus der ventralen Lagerung im Geflechte nicht weitergehende Schlüsse ziehen. Auf Fig. 30 nimmt der Sperm. ext. (*x* gemeinsam mit dem Zweige *v*) eine ventrale Lage ein, umfasst in letzterem sowohl lumbo-inguinale Zweige als auch solche zum Oberschenkel, die bis zum Kniee sich ausdehnen.

Diese wenigen Beispiele bringen den Nachweis, dass es unstatthaft ist, den Spermaticus ext. so kurzhin als den Cut. ant. eines Lumbo-inguinalis, eines Cut. femoris lat. etc. aufzustellen. Die Natur ist auch hier schöpferischer in ihren Produkten, als dass ein einfaches Schema sie alle kennzeichnen könne.

Der N. cut. fem. lateralis wird durch Eisler als dorsales Derivat des Plexus lumbalis angegeben. Haben andere Autoren dem Nerven auch ventral gelegene Wurzeln zugeschrieben, so werden die Angaben bezweifelt. Nur schüchtern wage ich mich desshalb mit wenigen Beobachtungen hervor, welche indessen, geordnet vorgeführt, zum Verständnisse der einschlägigen Fragen vielleicht beitragen.

Ich scheide die Befunde in derartige, bei welchen der Cut. fem. lat. monomer ist, und in solche, wo der Nerv aus mehreren Spinalnerven Wurzeln empfängt. Auf Textfigur 30 ist am monomeren

Nerven die Bündellage zum Ausdruck gebracht. Die eine Hälfte der Bündel wendet sich in centrifugaler Richtung allmählich um die andere und kommt in der Nähe des Leistenbandes ventral und schließlich medial von diesem zu liegen. So liegt hier eine deutliche Theilung in eine dorsale und ventrale Partie zu Tage. Das ventrale Bündel entsendet starke Zweige zur lumbo-inguinalen und zur medialen vorderen Fläche des Oberschenkels bis über die Patella hinaus (Fig. 21). Das dorsale Bündel sieht man in dorso-lateraler Verbreitung an Hüfte und Schenkel auf Fig. 20. Es erhebt sich die Frage, ob die aus dem ventral gelegenen Bündel hervorgehenden Äste einem R. ventr. des Cut. lat. entsprechen, oder ob hier neue Kombinationen von Bündellagerung vorliegen. Letzteres wäre dann aus der neu gewonnenen Verbreitung über den Oberschenkel herzuleiten. Ohne hierüber entscheiden zu können, wird man doch der ersteren Eventualität mehr als der zweiten zugeneigt sein. — Der monomere menschliche Nerv der Fig. 31 entsendet seine Äste zur lateralen und ventralen Schenkelfläche durch einen Strang, an welchem eine Bündelumordnung nicht beobachtet worden ist. Der Nerv hat aber bereits im Becken alle Äste von sich abgestreift, welche zur vorderen medialen Schenkelfläche verlaufen (Nerv *a* und *b* der Figg. 22 und 31). Diese Äste *a* und *b* halten zum N. femoralis einen ventralen Verlauf inne. Sieht man selbst von der verschiedenen spinalen Herkunft der Cutanei femoris lat. beim Orang und Mensch ab und vergleicht dann die Hautgebiete des ventralen Bündels bei Orang mit den Ästen *a* und *b* beim Menschen, so kann man sich doch davon überzeugen, dass dieselben einander nicht vollkommen entsprechen. Das Gebiet beim Orang ist ausgebreiteter; es umfasst Strecken, welche auf Fig. 22 direkt vom Stamme des Cut. fem. lat. versorgt werden. Ich erblicke hierin Schwierigkeiten für eine strenge Eintheilung des ganzen Stammes in ventrale und dorsale Elemente, eben so wie es nicht stichhaltig sein dürfte, den Cut. femoris lateralis kurzweg als dorsales Plexusderivat anzugeben. Letzteres widerstrebt überdies denjenigen Befunden, in welchen der Nerv pleiomerer Natur und die Lagerung der spinalen Wurzeln zu einander notirt worden ist.

Die Nerven des Gorilla (Tafelfigur 13 und 14, Textfigur 13 und 14) und des Orang (Textfigur 18 und 29) sind diplomer, beim ersteren aus dem 15. und 14., beim letzteren aus dem 14. und 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven hervorgehend. Sie stimmen im Verlaufe durch die Darmbeingrube überein. Die mehr oral gelegene Wurzel, beim Gorilla die 15., beim Orang die 14., nimmt jedes Mal

eine ventrale Lage zur anderen ein. Ventrale sowie dorsale, hier also metamer geschiedene Wurzeln des Cut. femoris lateralis, finden am Oberschenkel eine einander durchaus entsprechende Verbreitung: beide entsenden ventrale und dorsale Hautäste, wovon die Textfiguren 13, 14, 17 und 18 Zeugnis ablegen.

Während beim monomeren Cut. fem. lat. die Gruppirung der Bündel an einem und demselben Spinalnerven selbst zur Wahrnehmung gelangt, so wird beim diplomeren Nerven eine nahezu entsprechende Gruppirung durch die Derivate zweier Spinalnerven zuwege gebracht. Die hier ventral gelegenen Wurzeln des Cut. fem. lat. suchen nun aber keineswegs allein ventral gelegene Hautdistrikte auf, sondern verästeln sich wie die dorsale Wurzel in ventral und dorsal gelegene Gebiete. Es ist möglich, dass an der übereinstimmenden ventralen wie dorsalen Wurzel selbst wieder neue Bündelverschiebungen stattgefunden haben, worauf jedoch nicht geachtet worden ist.

Die Wurzeln aus proximal (oral) gelegenen Spinalnerven haben ein mehr proximales Endgebiet; sie sind am spätesten zur Extremität gelangt und können dem entsprechend an ihr nur eine oberflächlichere Lage besitzen als die früher der Gliedmaße einverleibten spinalen Nervenwurzeln. Die oberflächliche Lage bekundet sich im Becken als die ventrale. Da an einem monomeren Cut. femoris lateralis die Gruppirung in ventrale und dorsale Bündel erfolgen kann, so wird man nicht ohne Weiteres die ventrale Bündellagerung als Zeichen dafür betrachten können, dass ventrale Bündel später der Extremität einverleibt seien als die zu den dorsalen Nervenbündeln gehörenden Hautgebiete.

Wir betrachten die Lagerung der Bündel im Nerven als ein Symptom derjenigen Erscheinungen, welche in der Peripherie sich vollzogen haben. Die Ursachen für die Symptome können verschiedenartig sein. Ein Symptomenkomplex aber ist der ganze Plexus lumbo-sacralis.

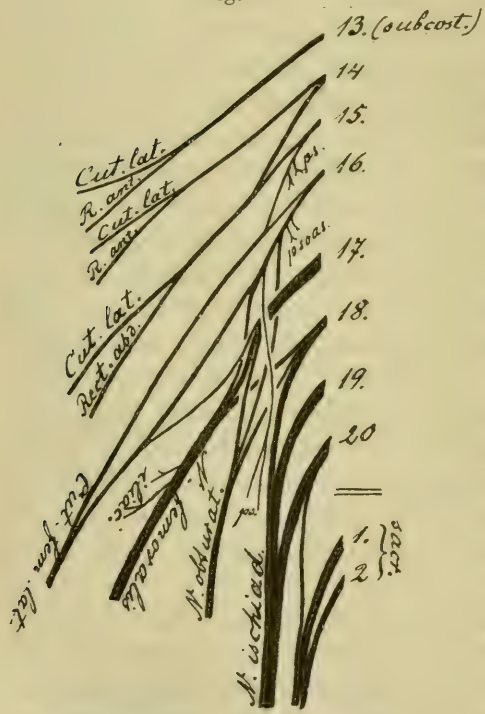
Nicht alle spinalen Wurzeln des Cut. fem. lat. müssen eine dorsale Lage im Plexus einnehmen. Bei Inuus (Textfigur 25) ist der triplomere Nerv mit einer Wurzel aus dem 17. thoraco-lumbalen Spinalnerv behaftet, welche sich ventral vor eine Cruraliswurzel aus dem 16. wendet. Der Cut. fem. lat. bei Semnopithecus leucopr. (Tafelfigur 9) empfängt eine in gleicher Weise verlaufende Wurzel aus dem 16. thoraco-lumbalen Spinalnerv. Bei Cercopithecus sinicus (Tafelfigur 11) löst sich die Wurzel aus Spinalnerv 16 als ventrales Bündel von der Cruraliswurzel ab. Bei Cercopithecus radiatus aber (Tafelfigur 10), Troglodytes niger (Tafelfigur 12) etc. ver-

läuft die Wurzel aus Spinalnerv 15 dorsal von der Cruralis-wurzel des Spinalnerven 14 (man vgl. auch Textfigur 26). Es liegen also sehr verschiedenartige Befunde vor, und es ist nicht ausgeschlossen, dass auch beim Menschen ähnliche Individualitäten vorkommen.

Nervus femoralis. — Nervus obturatorius. — Nervus ischiadicus.

Die zwei großen Stämme, welche vom Plexus lumbalis sich loslösen, beziehen als N. femoralis und N. obturatorius ihr Material ungefähr aus gleichen Spinalnerven. Wenn Verschiedenheiten bestehen, so ist der N. femoralis das weiter in die Umwandlung hineinbezogene Glied von Extremitätennerven, in so fern er die mehr oral gelegenen Spinalnerven an sich gezogen hat. An letzterem sind die Kennzeichen der einstmaligen Zugehörigkeit zum Rumpfe noch so deutliche, dass die Behandlung des N. femoralis an diejenige des N. cut. fem. lat. direkt angeschlossen werden kann. Manche seiner Eigenschaften können indessen auch hier nicht beleuchtet werden.

Fig. 25.



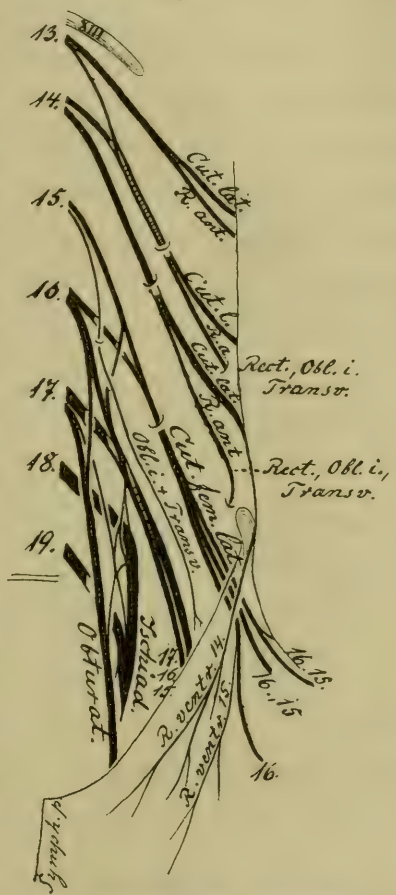
Plexus lumbo-sacralis von Inuus nemestrinus. 2 : 3.

Den Endverzweigungen am N. obturatorius ging ich nicht nach. Es ist allein die Formel der spinalen Zusammensetzung in Betracht gezogen worden. Diese soll mit derjenigen des N. femoralis und des N. ischiadicus zusammengehalten werden. Die drei Formeln spinalen Aufbaues sind neue Belege für die bei Primaten allmählich stattgehabte metamere Reduktion des Rumpfes. Die Übereinstimmung der drei Nervenformeln nach dieser Richtung ist in der gleichen Aufeinanderfolge der spinalen Nervenzahlen sowie der damit zusammenhängenden engen Correlation be-

gründet, welche zwischen den Nervenendorganen bei jeder einzelnen Species besteht.

Der 18. bis 13. thoraco-lumbale Spinalnerv kann den N. femoralis der Primaten formen. Zum mindesten sind zwei, höchstens vier dieser Spinalnerven betheiligt. Eisler indessen giebt für den Menschen auch fünf, sogar sechs Wurzeln an. Der 16. thoraco-lumbale Spinalnerv entsendet bei fast allen Formen Elemente zum N. femoralis; er hat bei Inuus sylv. zu letzterem noch keine Beziehungen gewonnen, solche aber beim Orang wieder verloren. Im primitivsten, selbst beobachteten Zustande, bei Cynocephalus und Inuus, ziehen der 18., 17. und 16., im differentesten Verhalten beim Orang ziehen der 15., 14. und 13. thoraco-lumbale Spinalnerv zum Schenkelnerv. Beim Orang und Menschen haben drei Spinalnerven, der 15., 14. und 13., im Vergleiche zu Cynocephalus und Inuus, Beziehungen zum N. fem. gewonnen; indessen der 18., 17. und 16. Spinalnerv gleichzeitig diese Beziehungen beim Orang verloren haben. Beim Menschen hat der 18. und 17. Spinalnerv normalerweise nichts mehr mit dem N. femoralis zu thun; der 17. kann aber erhalten sein (Eisler). Während caudalwärts gelegene Spinalnerven ausgeschaltet wurden, traten weiter oral gelegene an deren Stelle. Es liegt also eine in oraler Richtung fortschreitende imitatorische Umbildung vor, welche bei den untersuchten Formen über drei Körpersegmente sich erstreckt.

Fig. 26.



Plexus lumbo-sacralis von Cercopithecus radiatus. 2:3.

Der N. obturatorius hielt in jener Umformung mit dem N. fem. etwa gleichen Schritt. Im indifferentesten Zustande, abgesehen von Inuus sylvanus, sehen wir den 18., 17. und 16., im differentesten

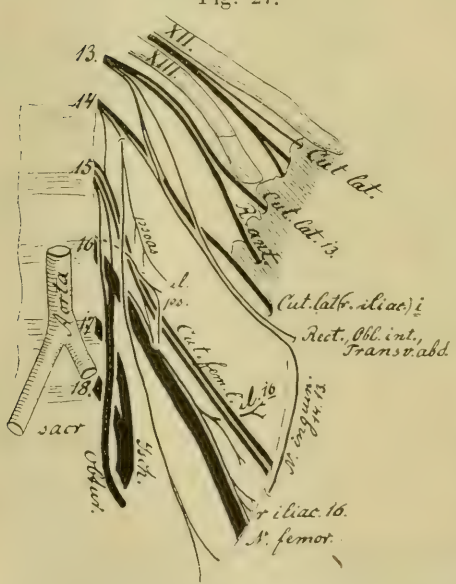
	Zusammensetzung aus thoraco-lumbalen Spinalnerven für den			Man wird verwiesen auf die folgenden Text- u. Tafelfiguren
	Nervus femoralis	Nervus obturatorius	Nervus (Plexus) ischiad.	
Inuus sylvanus (ROSENBERG, 1876)	18.	18.	20. 19. 18.	—
Inuus sylv. (v. IHERING)	17.	17.	—	—
Cynocephalus mormon	18. 17. 16.	18. 17. 16.	20. 19. 18.	Tafelf. 6
Inuus nemestrinus	18. 17. 16.	18. 17. 16.	20. 19. 18.	Textf. 25
Inuus erythr. (v. IHERING)	17. 16. 15.	17. 16. 15.	20. 19. 18. 17.	—
Cebus capuc. (v. IHERING)	17. 16. 15.	17. 16. 15.	20. 19. 18. 17.	—
Hapale Jacchus	17. 16.	17. 16.	19. 18. 17.	—
Ateles paniscus	17. 16.	17. 16.	20. 19. 18. 17. N. peroneus: 19. 18. 19. N. tibialis: 20. 19. 18.	Tafelf. 8
Semnopithecus leucopr.	17. 16. 15.	18. 17. 16.	21. 20. 19. 18. 17.	Tafelf. 9
Cercopithecus radiatus	17. 16. 15.	17. 16.	19. 18. 17.	Textf. 26
- -	17. 16. 15.	17. 16.	19. 18. 17. 16.	Tafelf. 10
- sinicus	17. 16. 15.	17. 16.	19. 18. 17.	Tafelf. 11
- fuliginosus (v. IHERING)	17. 16. 15.	17. 16. 15.	19. 18. 17.	—
Cynocephalus sphinx	17. 16. 15.	17. 16.	19. 18. 17.	Tafelf. 7
- - (v. IHERING, pag. 26)	17. 16.	17. 16.	20. 19. 18. 17.	—
-	17. 16.	17. 16.	19. 18. 17.	—
Hylobates agilis	17. 16.	17. 16.	18. 17.	—
- - (KOHLBRÜGGE)	17. 16. 15.	17. 16.	20. 19. 18. 17.	—
Hylobates lar	17. 16. 15.	17. 16.	18. 17.	—
- syndactylus KOHLBRÜGGE)	17. 16. 15.	17. 16.	20. 19. 18. 17.	—
Hylobates syndactylus	16. 15.	16. 15.	18. 17.	—
- -	16. 15.	16. 15.	18. 17.	Textf. 27

	Zusammensetzung aus thoraco-lumbalen Spinalnerven für den			Man wird verwiesen auf die folgenden Text- u. Tafelfiguren
	Nervus femoralis	Nervus obturatorius	Nervus (Plexus) ischiad.	
Hylobates leuciscus	16. 15.	16. 15.	18. 17. 16.	—
Gorilla (EISLER)	16. 15. 14.	16. 15. 14. (r.) 16. 15. 14. 13. (l.)	—	—
- ♂	16. 15. 14.	16. 15. 14.	20. 19. 18. 17. 16.	Tafelf. 13
- ♀	16. 15. 14.	16. 15. 14.	17. 16.	Textf. 28
Chimpanse (ROSENBERG)	17. 16. 15.	17. 16. (15?)	20. 19. 18. 17.	—
- ♂	16. 15. 14.	16. 15. 14.	19. 18. 17. 16.	Tafelf. 12
- ♀	16. 15. 14.	16. 15. 14.	19. 18. 17. 16.	—
- (CHAMPNEYS)	16. 15. 14. 13.	15. 14. 13.	19. 18. 17. 16.	—
Knabe, 5 Tage alt	16. 15. 14.	16. 15. 14.	18. 17. 16.	Textf. 31
- 4 Monate alt	16. 15. 14. 13.	16. 15. 14.	18. 17. 16.	Textf. 24
Mensch (EISLER)	17. 16. 15. 14.	a) 17. 16. 15. 14.	—	—
- (PATERSON, EISLER)	—	b) 16. 15.	—	—
- (EISLER)	17. 16. 15. 14.	c) 16. 15. 14. 13.	—	—
- (EISLER) Normalbefund	16. 15. 14. 13.	d) 16. 15. 14. 13.	—	—
- (EISLER) Normalbefund	16. 15. 14. 13.	e) 16. 15. 14. 13.	—	—
- (EISLER)	16. 15. 14. 13. (12.)	f) 15. 14. 13.	—	—
Orang	15. 14.	15. 14.	16. 15.	Textf. 29
-	15. 14. 13.	14.	18. 17. 16. 15.	Textf. 30
- (WESTLING)	15. 14. 13.	15. 14. 13.	18. 17. 16. 15.	—

Die einfach unterstrichenen Zahlen sollen angeben, dass der größere Theil des betreffenden Spinalnerven zum Nervenstamme zieht. Die beim Ischiadicus doppelt unterstrichenen Zahlen bezeichnen die Spinalnerven, welche ganz zum Nervenstamme sich begeben. Bei den von EISLER entnommenen Angaben ist die zunehmende Stärke der Wurzeln durch einen Strich, zwei und drei Striche angegeben worden.

allein den 14. Spinalnerven zum Obturatorius ziehen. Zwei, nach Eisler's Beobachtungen zuweilen drei Spinalnerven sind beim Menschen im Vergleiche zu Cynocephalus und Inuus in der Nervenzusammensetzung neu hinzugekommen, der 15., 14. und 13. Die 13. thoraco-lumbale Wurzel fehlt beim Menschen in der Regel nicht (Eisler). Dass in seltenen Fällen der 14. Spinalnerv noch keine Beziehungen zum Obturatoriusgebiete gewonnen habe, geht aus Paterson's (1887) Beobachtungen und aus Eisler's diesbezüglichen Bestätigungen hervor. Der 16. Spinalnerv ist wie beim Schenkelnerven gleichfalls bei fast allen Formen Bestandtheil des Obturatorius. Der N. obturatorius bezieht entweder aus zwei oder drei, beim Menschen ausnahmsweise aus vier (Eisler), beim Orang (Fig. 30) aber nur aus einem Spinalnerven seine Elemente. Da beim Gorilla, Chimpanse und, abgesehen von durch Eisler beobachteten Variationen, beim Menschen je der 18. und 17. Spinalnerv ausgeschaltet, der 15. und 14., zuweilen aber auch der 13. hinzugetreten sind, so hat die Verschiebung in oraler Richtung bei ihnen über zwei resp. drei Segmente sich ausgedehnt. Beim Orang, bei welchem nur der 14. thoraco-lumb. Spinalnerv zum Obturatorius gelangt, haben im Vergleiche mit Cynocephalus und Inuus das 18. bis 15. thoraco-lumbale Segment, also im Ganzen vier Segmente, ihre Rolle als Konstituenten jenes Gliedmaßennerven bei Primaten aufgegeben.

Fig. 27.



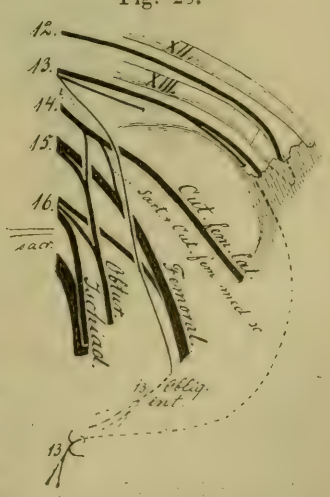
Linker Plexus lumbo-sacralis von Hylobates syndactylus. 2:3.

Der erste caudale Spinalnerv, welcher dem N. ischiadicus im Indifferenzstadium ganz zugetheilt ist, ist der 19. bei Cynocephalus und Inuus, im differenten Verhalten der 16. thor.-lumb. beim Orang. Der am weitest oral gelegene Spinalnerv ist in jenem Zustande der 18., in diesem der 15. Also auch für den Ischiadicus sind bei Primaten neue Beziehungen zu drei Spinalnerven allmählich gewonnen worden.

Der 18. thoraco-lumbale Nerv kehrt in der Ischiadicusformel der untersuchten Primaten wieder.

Aus dem Vergleiche der Formeln, welche die Reihe beginnen, mit denen, welche sie beschließen, ist zu ersehen, dass je drei Spinalnerven aus der Antheilnahme am Stamme des Femoralis und Ischiadicus allmählich ausgeschaltet worden sind. Es fehlen der 18., 17. und 16. thoraco-lumbale Spinalnerv in der Formel der Femoralis beim Orang, indessen diese Nerven bei Cynocephalus und Inuus die einzigen Bausteine abgeben. Vermöge der oralwärts vorgeschrittenen imitatorischen Transformation der Nervenendgebiete sind drei Segmente übersprungen. Die zurückgelegte Wegstrecke der metameren Reduktion kann nicht unbedeutend genannt werden. Die Strecke beträgt für das Obturatoriusgebiet vier Körpersegmente; denn der 18., 17., 16. Spinalnerv, welche in der Formel bei Cynocephalus und Inuus verzeichnet sind, fehlen eben so wie der 15. Nerv in der Obturatoriusformel des Orang der Fig. 30. Der Ausschlag der Bewegungen ist in den Gebieten aller drei Nervenstämme gleichartig. Aus den Formeln ist für keinen der Nerven ein rascheres Tempo durchlaufener Veränderungen ablesbar. Da das Verhältnis ein gleich geordnetes bleibt, wenn man die Zustände selbst ganz verschiedener Formen vergleicht, so können wir von einem gewissen Gleichgewichte der Formeln unter einander sprechen. Es herrscht die engste Wechselbeziehung zwischen den drei Nervengebieten. Hiermit stimmt noch eine andere Erscheinung überein.

Fig. 28.



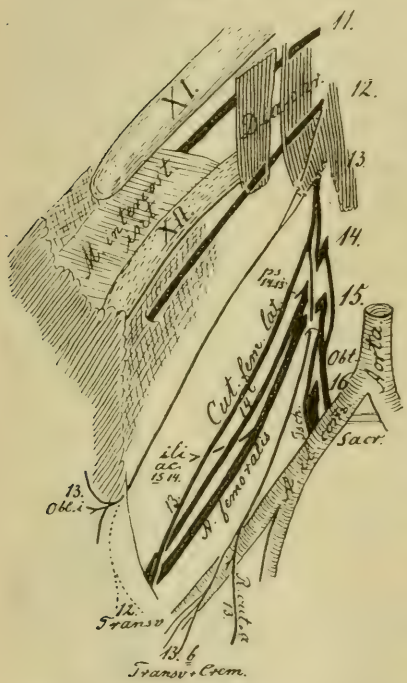
Linker Plexus lumbo-sacralis eines weiblichen Gorilla (A.). 1:2.

Überblickt man die Formeln der drei Nervenstämme bei den einzelnen Objekten der Tabelle, so gewahrt man stets eine Kontinuität unter ihnen. Das soll bedeuten, dass in der Regel ein oder auch mehrere Spinalnerven gleichzeitig Stränge zu allen drei Nervenstämmen, des einen Individuums natürlich, entsenden. Die Kontinuität bleibt auch während der oralen Verschiebung der Gebilde bewahrt. Das ist verständlich, da jede Umwandlung an der einen Stelle auf Kosten des Materials an einer anderen geschieht, so dass auf diese Weise die einmal bestehende Wechsel-

beziehung an zwei, mehreren oder vielen Stätten trotz der denkbar größten Umwandlungen nicht aufgegeben werden kann.

Eine Ausnahme von jener Kontinuität zwischen den Nervenstämmen macht das Verhalten bei zwei Exemplaren von Hylobates syndactylus (vgl. auch Textfigur 27), bei denen wohl Femoralis und Obturatorius, nicht aber diese beiden das Wurzelgebiet eines Spinalnerven mit dem Ischiadicus gemeinsam haben. Ferner weicht Orang der Fig. 30 von der sonst regelmäßigen Erscheinung ab, indem auch hier den Ischiadicus die Lostrennung vom Obturatorius-Femoralis auszeichnet. Syndactylus und Orang entbehren des durch von Ihering benannten Nervus furcalis. Vielfache Beobachtungen liegen vor, in denen die Ischiadicuswurzel des dreigetheilten Spinalnerven sehr klein ist; andere Fälle zeigen hingegen die Stattlichkeit der Ischiadicuswurzel. Die Abbildungen der Lendengeflechte der Primaten orientiren uns überhaupt über die große Mannigfaltigkeit in der Stärke der verschiedenen Wurzelgebiete und ganzer Nervenstämme. Ein Spinalnerv kommt bei vielen Befunden dem Femoralis, Obturatorius und Ischiadicus gemeinsam zu; es ist z. B. der 18. thoracolumbale Spinalnerv bei Cynocephalus, der 16. beim Chimpanse, der 15. beim Orang der Textfigur 24. Zwei Spinalnerven kommen den drei Nervenstämmen bedeutend seltener zu; man findet sie bei Cercopithecus radiatus der Tafelfigur 10. Es handelt sich hier um den 17. und 16. thoracolumbalen Spinalnerven. Bei Semnopithecus leucopr. der Tafelfigur 9 treten zwei gemeinsame Spinalnerven allein für den Obturatorius und Ischiadicus auf. Während durch zwei Gebilde eine starke Verkoppelung der verschiedenen Nerven mit einander sich darthut, ist es auf der anderen Seite zu einer vollständigen spinalen Loslösung der

Fig. 29.



Rechter Plexus lumbo-sacralis eines jungen Orang. 2:3.

Stämme von einander gekommen. Es bestehen also recht bedeutende Schwankungen. Ein Nervus furcalis ist kein konstantes Gebilde. Die Verkoppelung des Femoralis mit dem Obturatorius ist eine innigere als diejenige dieser beiden Nerven mit dem Ischiadicus.

Bei Semnopithecus leucopr. bezieht der Obturatorius eine spinale Wurzel (aus dem 18. thor.-lumb. Spinalnerven), welche dem N. femoralis

Fig. 30.

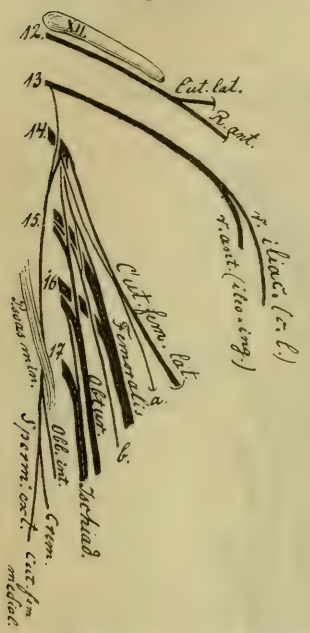
Rechter Plexus lumbo-sacralis eines Orang. 2:3.

nicht zukommt. In allen anderen Fällen wurden die Obturatoriuswurzeln auch in den Formeln für den Femoralis wiedergefunden. Die supernumeräre Obturatoriuswurzel ist eine mehr caudalwärts gelegene. Der N. fem. indessen erhält in vier Fällen eine Wurzel aus einem mehr oralwärts befindlichen Spinalnerven, welchen der Obturatorius der betreffenden Individuen noch nicht in sich fasst. Cynocephalus

sphinx, Lar haben im Femoralis eine Wurzel aus dem 15., der 4 Monate alte Knabe und der Orang der Fig. 30 eine Wurzel aus dem 13. Spinalnerven, welche dem Obturatorius abgehen.

Die Eigenheiten sowohl am Obturatorius des Semnopithecus als auch diejenigen am Femoralis der vier letztgenannten Formen treffen darin zusammen, dass der letztere Nerv dem Obturatorius in der progressiven Umbildung, in der Intussusception von proximalen Rumpfgebieten, eine Strecke weit voraus ist.

Fig. 31.



Linker Plexus lumbo-sacralis eines 5 Tage alten Knaben. 2:3.

Die für je zwei Nervenstämme, z. B. Femoralis und Obturatorius, gemeinsamen Spinalnerven sind bei höheren Formen im Vergleiche zu den niedriger stehenden stets die mehr oral gelegenen, so dass eine Verschiebung in cranialer Richtung auch in dieser Beziehung stattfindet. Die Verschiebung tritt wohl am deutlichsten in der Thatsache zu Tage, dass dieselben Spinalnerven, welche bei Cynocephalus und Inuus dem Nervus femoralis zugehören, bei den Anthropoiden und beim Menschen in den Nerv. ischiadicus übergegangen sind. Da Spinalnerven ihrer Aufeinanderfolge nach einander entsprechen, muss eine spinale Homologie zwischen dem N. femoralis der einen Form und dem N. ischiadicus der anderen vorliegen. Dieser Zustand ist zu deuten, dass das Material, welches das motorische und sensible Endgebiet des N. femoralis von Cynocephalus und Inuus abgegeben hat, bei den Anthropoiden und beim Menschen in Verwendung des Endgebietes des N. ischiadicus gekommen, demgemäß in distaler Richtung verschoben ist. Aus den tabellarisch geordneten Nervenformeln entsteht die Gewissheit, dass das Einspringen von proximalen Nerven der Extremität an die Stelle von distalen ein allmähliches, aber stetiges gewesen ist. Es ist in einleitenden Worten hervorgehoben worden, dass die auf Grund von imitatorischem Bildungsvermögen sich vollziehende Distalverschiebung der spinalen Endgebiete bereits in früher embryonaler Zeit zugleich mit der Anlage anderer Organe hat stattfinden müssen. Die Annahme ist er-

forderlich, da die Muskeln, einmal angelegt, keine Umformungen bei Säugethieren erkennen lassen, welche das Überspringen eines neuen Myomers auf einen alten Muskel erklären können.

Es sei, um die gewonnenen Vorstellungen noch auf andere Weise zu befestigen, auf die auffallenden Befunde bei Prosimiern gewiesen. Der N. femoralis von Potto z. B. empfängt seine Wurzeln aus dem 21., 22. und 23., bei Tarsius aber aus dem 15., 16. und 17. Spinalnerven. Hier scheiden drei Spinalnerven, der 18., 19. und 20., welche keinen Antheil am Baue des gleichbenannten Nervenstammes besitzen, die spinalen Wurzelgebiete des Femoralis der einen von denen der anderen Form. Die Nn. femorales von Potto und von Tarsius, von Vertretern also einer Abtheilung, haben auch nicht einen einzigen Baustein mehr gemeinsam. Andererseits werden die Spinalnerven, welche den Femoralisstamm bei Potto zusammensetzen (der 23., 22., 21.), bei Tarsius nicht einmal mehr im Stamme des N. ischiadicus gefunden, welcher vom 17., 18., 19. und 20. Nerven seine Elemente bezieht. Die spinalen Femoraliswurzeln bestehen bei Tarsius als Gliedmaßennerven überhaupt gar nicht mehr. So sehr hat also der präsacrale Rumpfabschnitt bei Tarsius Einbuße an Metameren erlitten. Operirt man nicht mehr mit der Hypothese einer Ein- oder Ausschaltung von Wirbeln, so wird man annehmen müssen, dass an Stelle von Spinalnerven, welche bei Potto bestimmte Nervenstämme aufbauen, bei Tarsius ganz andere getreten sind. Das Ungewohnte, unter Umständen selbst die Nervi femorales zweier verschiedener Individuen derselben Species als nicht homologe Bildungen betrachten zu müssen, kann der Richtigkeit unserer Schlussfolgerungen natürlich keinen Abbruch thun.

Individuelle Variationen beherrschen die Zusammensetzung der drei großen Nervenstränge auch bei den Primaten. Für den Menschen ist dies in der überzeugendsten Weise durch Eisler's Untersuchungen zum Ausdrucke gekommen. Bei Cercopithecus radiatus überwiegt einmal der 17., das andere Mal der 16. thoraco-lumbale Spinalnerv als Femoralis- sowie Obturatoriuswurzel den betreffenden anderen Nerv. Hat der 16. Spinalnerv das Übergewicht, so betheiligt er sich auch am Aufbaue des N. ischiadicus, während er sonst von diesem ausgeschlossen ist. Bei den Exemplaren von Hylobates syndactylus, Gorilla und Chimpanse liegen nahezu übereinstimmende Befunde vor. Die Nn. femorales der beiden untersuchten menschlichen Individuen weisen indessen nennenswerthe individuelle Verschiedenheiten auf. Noch bedeutender sind die individuellen

Schwankungen beim Orang; sie beziehen sich auf den N. femoralis und auf den N. obturatorius. Die Variationen sind innerhalb des Genus Hylobates sehr ansehnliche, treten an allen drei Nervenstämmen auf und äußern sich am Femoralis und Obturatorius darin, dass der 17. durch den 15. thor.-lumb. Spinalnerven ersetzt sein kann, äußern sich am Ischiadicusstamme durch das theilweise oder gänzliche Eintreten des 17. Spinalnerven in ihn sowie durch die bei Leuciscus neu erlangten Beziehungen des 16. Spinalnerven zum Ischiadicus. Gorilla, Chimpanse und Orang lassen erkennen, wie mehr kopfwärts gelegene Spinalnerven allmählich einen größeren Antheil an der Zusammensetzung des N. femoralis und N. obturatorius empfangen. Die individuellen Variationen belehren uns ebenfalls über die in oraler Richtung stattgehabten Umwandlungen der Endgebiete spinaler Nerven; denn sie wiederholen im Kleinen, was im Genus oder in der ganzen Primatenabtheilung sich im Großen abspielt.

Die Auflösung des Nervus femoralis in seine Bestandtheile bringt weiteren Aufschluss über den Verbleib der auf die Gliedmaße ausgedehnten Spinalnerven sowie deren Segmentirung. Wennschon die Zerlegung des Nervenstammes bei Thierformen meistens ohne allzugroße Mühe gelingt, so ist doch der genaue Thatbestand, wie er hier erwünscht ist, nur bei wenigen Formen aufgenommen. Manche Zergliederungen waren vor Jahren vorgenommen, in denen das verfolgte Ziel sich anders ausnahm als es das heute erstrebte ist. Sichere Resultate wurden bei einigen Anthropoiden, bei den Hylobatiden und Prosimiern gewonnen. Aus wenigem genau Erforschten leiten wir das Folgende ab.

Die weitest oral gelegenen und zum Femoralis ziehenden Spinalnerven sind dem Stamme am wenigsten fest verbunden, weil sie die jüngsten Glieder desselben sind. Sie haben die Anlagerung an den N. femoralis erlangt, indem sie weiter distal gelegene Gebiete an der Extremität aufsuchten, zu denen früher der alte Femoralisstamm die Beziehungen allein besessen hatte. Eine derartige Anlagerung glaubt man auf der Fig. 24 entstehen zu sehen. Man gewahrt den hauptsächlich aus dem 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven stammenden lateralen Hautast des Oberschenkels in einem kreuzenden Verlaufe zum N. femoralis. Bevor der Cut. fem. lat. selbst sein Endgebiet aufsucht, giebt er dem Femoralis einen Ast ab,

welcher eine kleine Strecke dem Femoralis enger anliegt und dann zur Schenkelhaut als Fortsetzung des eigentlichen Stammes hervortritt. Ein distalwärts weiter ziehender Hautnerv verläuft also eine Strecke weit in tieferer Lage. Allein durch eine solche Lage können allmählich Anlagerungen an tiefere Nerven, welche anderen Körpersegmenten meist zugehören, gewonnen sein.

Der gemeinsame Verlauf verschiedener Spinalnervenäste ist unter allen Umständen eine sekundäre Erscheinung. Das Wichtigste bleibt für uns die Herkunft der Femoralisäste aus den verschiedenen Spinalnerven. Diese Dinge sind auch von Eisler nicht hinreichend berücksichtigt worden.

1) Aufklärung über mancherlei Verhältnisse finden wir zunächst bei Cercopithecus radiatus (Textfigur 7 und 26). Die sensiblen Elemente des N. femoralis, welcher seine Bestandtheile vom 15., 16. und 17. thoraco-lumbalen Spinalnerven erhält, gelangen durch einen ansehnlichen Ast zur medialen Fläche des Oberschenkels und zur Kniegegend. Diese Rami cut. femoris mediales leiten sich aus dem 15. und 16. Spinalnerven her. Letztere bauen zugleich den N. cut. fem. lat. auf. Mithin gehören dieser sowie die Rr. cut. fem. med. zu gleichen Segmenten. Da der N. cut. fem. lat. den zur Gliedmaße ausgedehnten R. cut. lat. eines ursprünglichen Rumpfnerven vorstellt, so dürfen wir die Rr. cut. fem. mediales als die distalwärts verschobenen und dem N. femoralis einverleibten Rr. cut. ant. des 15. und 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven betrachten. Dieser Deutung entsprechend schließen sie sich in ihrem Hautgebiete unmittelbar an den R. ventralis des N. cut. fem. lat. an, welcher mit einem Zweige, vom 15. Spinalnerv gebildet, zur Leistengegend verläuft, einen Zweig, vom 16. Spinalnerv gebildet, bis zur Regio genu entsendet. Der vom 15. Spinalnerven geformte Zweig des Cut. fem. lat. schließt sich proximal, der vom 16. gebildete Zweig aber lateral an den Hautast des N. femoralis an (Textfigur 7). Es lassen sich typische Hautnerven des Rumpfes an den umgewandelten Spinalnerven, die nunmehr zur Extremität gelangen, wiederfinden. Motorische Bestandtheile des N. femoralis, welche sich aus den gleichen Spinalnerven haben herleiten lassen, versorgen den Sartorius. Dieser ist also ein diplomerer, dem 15. und 16. thoraco-lumbalen Segmente zugehöriger Muskel. Die Hautnerven, welche sich hier in der ganzen Ausdehnung des Sartorius verbreiten, gehören zu gleichen Körpersegmenten wie dieser. Die Metamerie ist also erhalten geblieben. Da der 15. thoraco-lumbale Spinalnerv auch den

breiten Bauchmuskeln Äste zukommen lässt, so erhellt daraus des Sartorius nahe Verwandtschaft zu letzteren, speciell zum M. obliquus internus.

Die sensiblen Elemente, welche vom 17. thoraco-lumbalen Spinalnerven zum N. femoralis ziehen, gelangen in der Kniegegend vom medialen Sartoriusrande aus als N. saphenus zum Unterschenkel. Dem gleichen Segmente gehören die sämmtlichen Streckmuskeln zu, der M. rectus femoris und die Mm. vasti. Dieser vierköpfige Muskel ist hier also deutlichst monomer. Sensible Nerven verbreiten sich am Unterschenkel, indessen motorische Nerven desselben Segmentes eine mehr proximale Lagerung bewahrt haben. Die Hautäste greifen also früher und weiter auf die Gliedmaße über als die Muskelnerven. Der M. quadriceps femoris, aus dem 17. Spinalnerven Äste empfangend, wird von Hautgebieten bedeckt, welche dem 16. und 15. Spinalnerven zugehören. Es liegt also einer jener sicheren Befunde vor, welche die Unzulänglichkeit eines der vielen »Grundgesetze« darthun, dass die sensiblen Nervenfasern in denjenigen Hautstellen endigen müssen, welche Muskeln bedecken, die ihrerseits aus demselben Spinalnerven wie die Hautnerven herkommen (vgl. Payer und W. Krause, Beiträge zur Neurologie der oberen Extremität. 1865 und Nervenvarietäten. 1868). Ein solches Gesetz trifft nur für wenig veränderte Körpersegmente, für primitive Verhältnisse zu. An den Grenzstellen des Rumpfes gegen den Kopf und die Gliedmaßen ist die Gesetzmäßigkeit in Übereinstimmung mit hier stattgefundenen Veränderungen eben keine einfache mehr. Schwalbe, welcher dem Gesetze wohl im Allgemeinen Gültigkeit zuspricht, hebt Ausnahmen hervor, in denen die Wechselbeziehungen zwischen den motorischen und sensiblen Nervengebieten nicht bestehen. P. Eisler stellt indessen ein noch weiter gefasstes Grundgesetz auf, nach welchem die Haut an den Extremitäten, sobald dieselbe von dorsalen oder von ventralen Plexusderivaten innervirt werde, über Muskelgruppen ziehe, welche ebenfalls dem dorsalen oder ventralen Innervationsgebiete zugehören (vgl. Plexus lumbo-dorsalis, pag. 29). Man muss zugeben, dass selbst da, wo größere Verschiebungen stattgefunden haben, derartige Correlationen zwischen sensiblen und motorischen Nerven, ja zwischen ganzen Nervenwurzeln bestehen bleiben können, wie wir es an primitiveren Zuständen antreffen. Indessen halte ich es noch nicht für ausgemacht und auch nicht einmal für erforderlich, dass eine derartige »Gesetzmäßigkeit« überall gesetzmäßig sei. Die Forschung darf vorläufig noch unbekümmert

um jene Grundgesetze die Verhältnisse klar legen, welche an den Extremitäten bisher nicht zur Genüge erschlossen sind. Das Hautgebiet über dem Quadriceps femoris von Cercopithecus entspricht jedenfalls nicht einmal der metameren Natur des Muskels.

Alle einem und demselben Spinalnerven zugehörigen Theile kann ich nicht namhaft machen, da der N. obturatorius und Ischiadicus nicht in die Bestandtheile aufgelöst wurden. Es kann hier nur der Weg angegeben werden, bei dessen Betreten die künftige Forschung Neues erschließen wird.

Die Figuren des Textes 3, 5, 9, 14, 15, 16, 19, 21, die Tafelfiguren 3 und 5 dienen als neue Beispiele dafür, dass die für die Medialflächen des Oberschenkels bestimmten und vom Femoralisstamme sich ablösenden Hautäste einfachen Rami anteriores umgewandelter Rumpfnerven entsprechen, und als solche gemeinsam mit dem N. cut. fem. lateralis einem Spinalnerven zugehören. Bei Semnopithecus handelt es sich um Hautnerven, aus dem 15. und 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven stammend, beim Gorilla der Fig. 15 um solche, aus dem 15. stammend, beim 4 Monate alten Knaben um Hautnerven, aus dem 14. und 15., beim Gorilla der Fig. 16, beim Orang der Fig. 18 sowie beim 5 Tage alten Knaben um solche aus dem 14., beim Orang der Fig. 21 um Hautnerven, aus dem 14. und 13. thoraco-lumbalen Spinalnerven stammend.

2) Eine genauere Analyse gelang bei Hylobates syndactylus (Textfigur 8 und 9). Die lateralen Hautäste des 15. und 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven erscheinen im N. cut. femoris lateralis; die vorderen Hautäste gelangen durch den N. femoralis zur Medialfläche des Oberschenkels. Die Anordnung ist in so fern konform derjenigen bei Cercopithecus radiatus; jedoch besteht der sehr bedeutsame Unterschied, dass Äste vom 15. thoraco-lumbalen Spinalnerven den proximalen Abschnitt der Medialfläche ausschließlich einnehmen, die Äste aus dem 16. Spinalnerv indessen in distaler Flucht sich mit solchen des 15. vergesellschaften, um erst in der Regio genu allein aufzutreten. Der eine durchbohrt den Sartorius, ein anderer tritt als N. saphenus zur Haut des Unterschenkels. Der Saphenus ist ein umgewandelter R. anterior des 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven; er stammte bei Cercopithecus radiatus aus dem 17. thoraco-lumbalen Spinalnerven. Bei Hylobates hat also im Gegensatze zu Cercopithecus ein mehr proximales Gebilde die Innervation der medialen Integumentflächen des Unterschenkels übernommen. Bei ungefährer Übereinstimmung am Oberschenkel beider Formen hat sich doch eine

distale Verschiebung von Hautnerven bei Hylobates als neue Errungenschaft eingestellt. Auch am N. saphenus äußert sich die die Gliedmaße beeinflussende metamere Reduktion des Rumpfes.

Der Musc. pectineus des Hylobates ist ein monomerer; er gehört dem 15. thoraco-lumbalen Segmente zu. Der Sartorius empfängt Nerven vom 15. und wahrscheinlich vom 16. Spinalnerven. Der M. quadriceps femoris ist monomer, dem 16. thoraco-lumbalen Spinalnerv zugehörig.

So lassen sich denn auch hier an der Extremität die Theile ausfindig machen, welche in Bezug auf ihren segmentalen Aufbau zusammengehören.

Ein Hautnerv hat sich den Unterschenkel wie bei Cercopithecus früher erobert als das motorische Gebiet desselben Spinalnerven.

Der Musc. quadriceps femoris ist bei Hylobates und Cercopithecus monomer; er wird bei Hylobates vom 16., bei Cercopithecus vom 17. thoraco-lumbalen Spinalnerven versorgt. In Übereinstimmung mit dem N. saphenus ist dieser Muskel bei Hylobates aus einem mehr oral gelegenen Körpersegmente geformt.

3) Die Befunde von Gorilla der Textfiguren 13—15 reihen sich an die von Hylobates an. Der N. cutan. femoris lateralis, aus 14. und 15. Spinalnerv geformt, findet die ihm segmental zugehörigen ventralen, durch den Stamm des Femoralis geleiteten Hautnerven an der Medialfläche des Oberschenkels wieder (Fig. 14). Das laterale sowie das ventrale Hautnervengebiet ist in Vergleich mit Hylobates um ein Segment in proximaler Richtung verschoben. Die Nn. cut. femoris mediales sind an den Femoralisstamm z. Th. nur locker gebunden. Sie liegen dann oberflächlicher und gehören zum mehr proximal gelegenen Spinalnerv (14.). Sind sie fester mit dem letzteren verlöthet, so nehmen sie eine Strecke weit eine tiefere Lage ein und lassen sich dann auf den caudalwärts sich anschließenden Spinalnerven (15.) zurückführen. Sämmtliche und zwar in großer Anzahl zur Schenkelhaut ziehenden Nerven konnten zu ihrem spinalen Ursprunge zurückverfolgt werden. Die Austrittsstellen aus der Fascie von drei zum 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven gehörenden Ästen liegen in einer Flucht im proximalen Drittel der medialen Schenkelfläche.

Die beiden proximalen sind durch den Austritt eines Astes des 15. Spinalnerven getrennt (Figg. 14, 15). Auf diese Weise schließen die Äste zweier Spinalnerven an einander, welche Äste ich als die Rr. cut. anter. deuten möchte. Eine Zurückführung von einigen

anderen sensiblen Schenkelnerven auf ein Schema ist mir mit Sicherheit nicht gelungen. Der die Fascie am meisten distal durchsetzende Ast des 14. Spinalnerven theilt sich in einen median- und in einen distalwärts bis über die Kniegegend hinaus sich erstreckenden Zweig (Fig. 14). Das motorische Material des 14. thoraco-lumbalen Segmentes finden wir im Pectineus wieder, welcher, da auch zu den Bauchmuskeln Äste des 14. Spinalnerven gelangen, die nächsten genetischen Beziehungen zur Rumpfmuskulatur dokumentirt.

Der Hautäste des 15. Spinalnerven bestehen fünf. Zwei von ihnen vertheilen sich an der medialen Schenkelfläche, der eine zwischen den Ästen des 14., der andere im distalen Anschlusse an diese. Diese beiden Äste sind am innigsten mit tieferen Bestandtheilen des Femoralis verbunden, begleiten eine Strecke weit die motorischen Pectineuselemente; sie liegen am Medianrande des Sartorius und gelangen unter der Vena saphena zur Fascie (Fig. 15). Drei von den fünf Hautästen des 15. Spinalnerven bewahren eine mehr oberflächliche Lage und treten im proximalen Drittel des Schenkels durch die Fascie, um je bis zum Knie und Unterschenkel sich auszudehnen (Fig. 14). Der am weitesten lateral gelegene Ast grenzt medianwärts an die aus dem 14. Spinalnerven entstammenden Äste des Cut. femoris lateralis an. Dies könnte einen Grund abgeben, alle fünf Femoralisäste des 15. Spinalnerven als umgewandelte Theile eines R. cutan. ant. zu beschauen. Die motorischen Elemente des 15. thoraco-lumbalen Körpersegmentes treten uns im Pectineus sowie im Sartorius entgegen. Der Pectineus ist beim Gorilla ein diplomerer, der Sartorius ein monomerer Muskel.

Hautnerven des 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven schlagen die Bahn des Femoralis ein und erscheinen am distalen, medialen Randtheile des Sartorius, um als N. saphenus zum Unterschenkel zu gelangen (vgl. Fig. 15). Ein kleiner Ast verzweigt sich proximal in der Kniegegend, an der Grenze von Ober- und Unterschenkel. In ihm sind Anklänge an die Zustände bei Hylobates zu sehen, wo der 16. thoraco-lumbale Spinalnerv in ausgedehnterem Maße Äste zum Oberschenkel entsendet. Motorische Keimstätten des 16. thoraco-lumbalen Körpersegmentes treten im Musc. quadriceps femoris auf. Eisler (1890) giebt die spinale Zusammensetzung des N. saphenus rechts aus 15., 14., 13., links aus dem 16., 15., 14. thoraco-lumbalen Nerven an.

Die Ausdehnung oral gelegener Rumpfsegmente auf die Gliedmaße treten beim Gorilla im Vergleiche mit Hylobates im 14. thoraco-

lumbalen Spinalnerven zu Tage, welcher an der medialen Schenkelfläche sich eingebürgert hat, ferner im 16. thoraco-lumbalen Spinalnerven, dessen Hautnerven vom Ober- auf den Unterschenkel verlegt sind.

Ein Vergleich des so eben dargestellten Verhaltens mit dem sorgfältig aufgenommenen Thatbestande beim weiblichen Gorilla der Textfigur 16 ist lehrreich. Dem Cut. fem. lateralis fehlt hier die Wurzel des 15. thoraco-lumbalen Spinalnerven, dessen entsprechende Hautäste in dem N. femoralis zu suchen sind. In das Hautgebiet dieses Stammes theilen sich der 14. und 15. Spinalnerv, so dass der 16. völlig vermisst wird. Es ist also aus dem Cut. fem. lateralis sowie aus dem Hautgebiete des Femoralis dieses Gorillaexemplars je der distale Spinalnerv ausgeschieden. Dem entsprechend sind die spinalen Hautsegmente auf Fig. 16 allenthalben distalwärts verschoben, und der N. saphenus wird allein vom 15. Spinalnerven aufgebaut. Wohl verästeln sich in Übereinstimmung mit Gorilla der Fig. 14 auch hier der 15. und 14. Spinalnerv an der Median- und Vorderfläche des Oberschenkels. Auf der Fig. 16 indessen hat der 14. Spinalnerv eine größere laterale Ausdehnung gewonnen, dessen Äste mit denen des 15. da vereinigt gefunden werden, wo auf Fig. 14 allein der 15. wahrgenommen wird. Also auch hier hat sich ein oraler Spinalnerv neue Gebiete erworben.

Der M. pectineus wird hier vom 15. und 14. Nerven versorgt, beim anderen Exemplare vom 16. und 15. So lassen sich in Einzelheiten übereinstimmende neue imitatorische Umbildungen nachweisen.

4) Eine fast gleiche Kombination wie beim Gorillaweibchen zeigt uns das Verhalten beim Orang der Textfiguren 17, 18 und 19. Ein wichtiger Fortschritt ist jedoch dadurch gegeben, dass der 13. thorakale Spinalnerv im Cut. femoris lateralis nachweisbar wird. Die Figg. 17 und 18 zeigen die interessante Art segmentalen Aneinanderschließens des 13. an den 14. Spinalnerven. Die im Femoralis verlaufenden Elemente des 15. und 14. Spinalnerven verhalten sich thatsächlich ziemlich gleichartig mit denen des Gorilla. Vielleicht haben die medialen Schenkelzweige des 14. Spinalnerven eine etwas größere distale Ausdehnung empfangen (Fig. 19). An einem medialen Knieaste nimmt wahrscheinlich auch dieser Spinalnerv Antheil. In der Pectineusinnervation ist eine proximale Verschiebung deutlich; der Muskel gehört allein dem 14. thoraco-lumbalen Körpersegmente

zu; indessen der Sartorius, vom 15. und 14. Spinalnerven versorgt, sich indifferenter verhält als der Muskel beim Gorillaweibchen.

Der größte Fortschritt in der Assimilirung von ursprünglichen Rumpfgebieten zu solchen der Extremitäten ist auf den Textfiguren 20, 21 und 30 verzeichnet. Sie sind dem Verhalten eines etwas älteren Orangexemplars entnommen. Fast an allen Stellen der hinteren Gliedmaße sind hier im Vergleiche zum Exemplare der Figuren 17 und 18 Nerven zu finden, welche sich aus einem mehr oral gelegenen Spinalnerven herleiten. Die laterale Ansicht von Hüfte und Oberschenkel zeigt uns auf Textfigur 20 Äste des 12. Spinalnerven, da, wo auf Textfigur 17 solche des 13. liegen, hingegen Äste des 13., wo auf Fig. 17 solche des 14. Spinalnerven sich ausbreiten. Der Cut. femoris lateralis hat alle Elemente des 14. eingebüßt und besteht nur aus solchen des 13. Spinalnerven. An der vorderen medialen Fläche von Ober- und Unterschenkel der Fig. 21 sieht man Femoralisäste, welche vom 14. Spinalnerven abstammen, sich dort ausbreiten, wo beim anderen Exemplare (Fig. 19) Äste aus dem 15. Spinalnerven liegen. So ist der N. saphenus beider Exemplare deutlichst durch diesen segmentalen Unterschied ausgezeichnet. Außerdem haben Elemente des 13. Spinalnerven, welche an der Medianfläche des Oberschenkels dort hervorbrechen, wo der 14. Spinalnerv sein Endgebiet auf der Fig. 19 besitzt, dem Femoralisstamme sich angelagert.

Der Sartorius entstammt hier dem 13. thoraco-lumbalen Segmente, während er beim anderen Exemplare dem 14. und 15. zugehört. Der monomere Pectineus des vorigen Exemplars ist hier ein diplomeres Gebilde, indem er Bausteine aus dem 14. sowie aus dem 13. Segmente bezieht. Also auch an diesen beiden Muskeln ist die orale Segmentverschiebung der Endgebiete erkennbar. Der Musculus pectineus bezieht aus dem Obturatoriusstamme die Elemente des 14., aus dem Femoralis diejenigen des 13. Spinalnerven (Fig. 21).

Während der gesammte Extensor cruris quadriceps des vorigen Exemplars als monomerer Muskel vom 15. thoraco-lumbalen Spinalnerven versorgt wird, innerviren hier der 15. den Vast. medialis, der 14. den Rectus femoris, der 14. und 13. thoraco-lumbale Spinalnerv den Vastus lateralis. An der Konstitution des Gesammtmuskels haben also zwei Myomere neuen Antheil genommen.

Individuelle Variationen beim Menschen werden in gleicher Weise wie thierische Befunde sich ordnen und beurtheilen lassen.

Über die Zusammensetzung des Nervus saphenus aus thoracolumbalen Spinalnerven giebt die Tabelle eine Übersicht bei folgenden Thieren:

Cercopithecus radiatus	17.		
Hylobates agilis (KOHLBRÜGGE)	17.	16.	
- syndactylus (KOHLBRÜGGE)	17.	16.	
- - (2 Exemplare)		16.	
- lar		16.	
- leuciscus		16.	15.
Ateles paniscus		16.	
Gorilla (Hdbg.)		16.	
- (Amst.)			15.
Orang der Fig. 19			15.
- - - 21			15. 14.

Die für den Musc. quadriceps femoris gefundenen genauen Beobachtungen lassen sich in die folgende Tabelle bringen:

	M. rectus	Vast. lateralis	Vast. medius	Vast. medialis
Cercopith. radiat. (Fig. 7)	17.	17.	17.	17.
Hylobates lar	17.+16.	17.+16.	17. 16.	17. 16.
- *syndactylus*	16.	16.	16.	16.
- *leuciscus*	16. 15.	16.	15.	15.
Gorilla (Hdbg.)	17.	17. 16.	17. 16.	16.
- (Amst.)	16. 15.	16. 15.	16. 15.	15.
Orang (d. Figuren 17,18,19)	15.	15.	15.	15.
- (d. Figuren 20,21,30)	14.	14. 13.	—	15.

Der mono- oder diplomere Muskel lässt keine Konstanz darin erkennen, dass ein bestimmter Theil von ihm den Vortritt in der proximalwärts vor sich gehenden Segmentalverschiebung habe. Bei Leuciscus und Gorilla sehen wir den Vastus medialis, bei Leuciscus aber auch den Vast. medius vorauseilen, während der M. rectus und Vast. lateralis beim Orang der Fig. 20 früher als der Vast. medialis die proximale Assimilirung durchgeführt haben.

Hautnerven im Bereiche des Musc. sartorius.

Die Erscheinung, dass Hautäste des Nerv. femoralis, bevor sie ihr Endgebiet an der vorderen oder medialen Fläche des Schenkels erreichen, den Sartorius durchsetzen, darf als eine weit verbreitete gelten. Allgemein gültig ist sie nicht. Es ließe sich über viele Befunde berichten, wo Hautnerven keinerlei derartige Beziehungen zum Sartorius aufweisen. Andererseits finden sich letztere bei niederen sowie bei höheren Formen. Man darf das Verhalten wohl auch beim Menschen als das normale betrachten; aber beständig ist es keineswegs. Dies lehrt z. B. der auf der Fig. 22 abgebildete Zustand.

Um die Durchbohrung des Sartorius durch Hautschenkelnerven würdigen zu können, müssen erstens die anderen, gleichzeitig oder allein bestehenden Verlaufsverhältnisse entsprechender Hautnerven in Betracht gezogen werden, muss zweitens die segmentale Innervation des Sartorius sowie die spinale Herkunft der in Betracht kommenden Hautnerven berücksichtigt werden. Bringe ich alle Instanzen in Rechnung, so komme ich unter Hinweis der Beobachtungen bei Nycticebus, Chiromys, Ateles, Hylobates lar, leuciscus und syndactylus, bei Gorilla und beim Orang zum Schlusse, dass die Hautnerven, 1) wenn sie medial vom Sartorius die Fascie durchbohren, die Elemente aus denselben Spinalnerven wie der Sartorius beziehen (vgl. z. B. Textfigur 7, 15, 16, 19, 21); 2) dass die den Sartorius durchsetzenden Hautnerven eine gleiche spinale Herkunft wie die Sartoriusnerven besitzen (vgl. z. B. 3, 16, 19); dass die Hautnerven, 3) wenn sie, bedeckt vom Muskel, erst an dessen Lateralrand die Fascie durchbohren, aus den gleichen oder aber aus weiter caudalwärts gelegenen Spinalnerven als die Muskelnerven stammen (vergleiche Textfigur 3 und 5). Diese Sätze vertragen sich mit den bis heute vorliegenden Beobachtungen. Ich verweise für Nr. 3 auch auf die Tafelfiguren 32 und 33 des Aufsatzes über den Rumpf von Halbaffen. Ich halte es für überflüssig, alle Zustände noch des Genaueren vorzuführen, da sie alle zusammen verkünden, dass die in der Nähe des Sartorius die Haut aufsuchenden Nerven aus den gleichen umgewandelten Rumpfsegmenten sich herleiten wie der Muskel selbst, dass die lateral vom Sartorius liegenden Hautnerven mehr distalen Segmenten zugehören können (Chiromys). Stellen wir uns nun den Sartorius als einen auf die Gliedmaße verlagerten

Distaltheil breiter Bauchmuskeln vor, welcher an der Spina iliaca noch die Verbindung mit letzterem bewahrte, so müssen wir die ursprünglich in der Linea alba befindliche Festheftung nunmehr in der Insertion des Sartorius am Unterschenkel suchen, den ursprünglichen Distalrand zum lateralen Rand des Gliedmaßenmuskels umgewandelt uns vorstellen. In der Nähe des lateralen Sartoriusrandes werden desshalb auch noch mehr distale Spinalnerven Hautäste entsenden können. Die Annahme der Verbreitung von motorischen und sensiblen Elementen gleicher Spinalnerven in gleichen Regionen wird durch die so eben besprochenen Gebilde bewahrheitet. Es wird an diesen Beispielen der Erweis nur schwer zu erbringen sein, ob etwa ein anfänglich außerhalb des Sartorius zur Haut ziehender Nerv allmählich von Elementen des letzteren umwachsen und so in den Muskelbauch hineinbezogen worden sei. Vermuthlich sind die je vorliegenden Befunde ontogenetisch sehr früh angelegt.

Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass alle zur medialen und vorderen Fläche des Schenkels gelangenden Hautnerven verhältnismäßig spät dem Femoralisstamme sich enger angeschlossen haben, so verlieren die vielfachen Variationen frühzeitiger Loslösung oder gar selbständigen Ursprungs aus dem Lendengeflechte, welche den Nn. cutanei medei et mediales beim Menschen zukommen können, das Unverständliche. In diesem Sinne sind die von W. Krause und Telgmann (O. c. pag. 35) aufgeführten Varietäten einer hohen Trennung des N. cut. fem. int. vom N. cruralis sowie die Fälle von dessen direktem Ursprunge aus dem Plexus lumbalis zu verstehen.

Schwierige Aufgaben bleiben zu lösen übrig. Sie beziehen sich auf die segmentalen Umbildungen der Haut- und Muskelgebiete an der ganzen Gliedmaße.

Lagerung der Femoraliswurzeln im Plexus.

P. Eisler (1892) findet am N. femoralis des Menschen eine ventrale und eine dorsale Portion, von denen erstere das Viertel einer Spiraltour um die letztere beschreibt. Anfangs liegt das ventrale Bündel lateral, unter dem Lig. inguinale dagegen mehr medial. Aus ihm lösen sich los: lateral der Cut. femoris medialis und der Ram. pectineus, medial der N. saphenus. Die dorsale Portion lässt entstehen: lateral den Cut. fem. ant. und den N. sartorius, medial die Nervenäste für den Quadriceps femoris. Eisler erweitert Paterson's (1887, pag. 409—410) Angaben, denen zufolge die Femoraliswurzeln

eine rein dorsale Lage im Plexus besitzen. Angenommen, dass Eisler's Angaben stets zutreffen, so erkennen wir daraus die Rückwirkung des Nervenverlaufes zu ventro-medialen und zu dorso-lateralen Theilen der Gliedmaße auf die Bündelumordnung im Becken. Als eine solche Wechselwirkung ist die wahrgenommene Erscheinung sicherlich von hohem Werthe und stimmt in so fern mit dem überein, was der Cut. femoris lateralis und selbst Rumpfnerven je selbständig bei Primaten äußern, was Eisler für den Cut. fem. lateralis und Genito-cruralis gemeinsam betont hat. Über eine segmentale Anordnung ist durch den Nachweis einer ventralen und dorsalen Portion im N. femoralis natürlich nichts ausgesagt; wohl aber kann man daraus mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit folgern, dass die in proximo-distaler Flucht sich verbreitenden ventralen und dorsalen Nerven immer mehr aus distalen Spinalnerven sich herleiten werden. Dies stimmt wenigstens auch für Eisler's Reihe zu, welcher die lateralen (dorsalen) Hautnerven in folgender Weise sich an einander schließen lässt: R. iliacus des Ileo-hypogastricus, R. iliacus des Ileo-inguinalis, Cut. femoris lateralis, Cut. femoris anterior. Für die medialen (ventralen) Hautnerven schließen sich nach Eisler die Nerven wie folgt an einander: R. ventralis des Ileo-hypogastricus und Ileo-inguinalis, R. medialis des Lumbo-inguinalis, Cut. femoris lateralis, N. saphenus. Diese Anordnung entspricht der ursprünglichen embryonalen Haltung der Extremität. Durch eine Rotation nach innen wird, wie Eisler (vergleiche auch Paterson) deutet, die Spiraltour der Ventralportion am N. femoralis im Becken zu Stande gebracht. Des Autors Auseinandersetzungen über diese Punkte wird man zustimmen müssen. Paterson hatte die von ihm dargelegte Erscheinung der Auflösbarkeit der Plexuswurzeln in dorsale und ventrale in Verband gebracht mit der Verbreitung der Nn. cruralis et peroneus an der dorso-lateralen sowie der Nn. obturatorius et tibialis an der ventro-medialen Fläche der Gliedmaße. Auch auf die Lageveränderungen, welche den Nervengebieten beim Übergange der Extremität aus der embryonalen in die bleibende Haltung zu Theil werden, hatte Paterson hingewiesen. In dem Auftreten von dorsalen und ventralen Plexuswurzeln sah er den Rest eines primitiven Zustandes. Wo ein solcher wirklich in noch ausgesprochener Weise bestehe, erfuhren wir indessen nicht.

Eisler hebt hervor, dass, da die lateralen und ventralen Hautgebiete sich stets je über lateralen und ventralen Muskelgruppen ausdehnen, ein noch vor das Payer-Krause'sche zu stellendes Gesetz

bewahrheitet werde. Ein solches Gesetz hat mit dem KRAUSE'schen kaum etwas zu thun; denn nach KRAUSE sollen Muskeln aus gleichen Spinalnerven wie die über ihnen gelegenen Hautstellen versorgt werden. EISLER's ventrale und dorsale Cruralisportionen können aber aus verschiedenen Spinalnerven zusammengesetzt sein, über deren peripherisches Schicksal EISLER selbst aber nichts aussagt. Sein Gesetz bedeutet eigentlich nichts Anderes, als dass ventral gelegene Nerven zur ventral befindlichen Haut und Muskulatur gelangen (O. c. pag. 29 und 49).

Der Quadriceps femoris soll nach EISLER ein durchaus dorsales, der N. saphenus aber ein ventrales Derivat sein. Nun ist der Quadriceps nicht selten ein pleiomerer Muskel und zuweilen demselben Spinalnerven wie der N. saphenus zugehörend. Letzterer verbindet sich außerdem oftmals inniger mit dem Nerven für den Vastus medialis. Man könnte desshalb diesen Theil des Quadriceps eher als einen ventralen Muskeltheil auszugeben geneigt sein. Das Unstatthafte solcher Annahme darzuthun, wird nicht so einfach sein.

Die ventrale Cruralisportion leitet sich oftmals von einem weiter oral gelegenen Spinalnerven ab, als die dorsale Portion. Auf der Fig. 26 wird die ventrale vom 15. und 16., die dorsale Portion aber vom 17. thoraco-lumbalen Spinalnerven abgegeben. Die erstere ist das jüngere Glied in der Reihe der Gliedmaßennerven; die Dorsalportion ist das ältere, daher auch tiefer gelegene und auch als Bildner des Nerv. saphenus am weitesten distalwärts ausgedehnt. Betrachtet man die Befunde von diesem Gesichtspunkte aus, so hängt die Sonderung in ventrale und dorsale Cruralisbündel nicht allein mit der Ausbreitung in ventrale und dorsale, sondern auch mit der Verbreitung in mehr proximale und mehr distale Theile zusammen, welche letzteren tiefer in die Extremität eingewurzelt sind.

Das Überkreuzen einer distalen, spinalen Cruraliswurzel (am 17. thoraco-lumbalen Spinalnerven) durch eine kräftigere proximale Wurzel, welche aus dem 15. und 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven herstammt, ist auf der Fig. 28 zur Anschauung gebracht. Dass diese Überkreuzung rein accessorischer Natur sei, leuchtet daraus hervor, dass ein für den Obliquus int. bestimmter Nerv aus dem 13. Spinalnerven den Cut. fem. lat. sowie den ganzen Femoralis schneidet.

Dass die Wurzeln eines N. obturatorius, wie PATERSON (1887, pag. 409) berührt, eine ventrale Lage im Plexus einnehmen, ist aus dem Verlaufe des Nerven zum Canalis obturatorius zu verstehen.

Es muss in Rechnung gebracht werden, dass Bündel im Nerven wie ganzen Nerven den kürzesten Weg einzuschlagen pflegen. Mit der ventralen Lagerung des N. obturat., deren Darlegung von Bedeutung ist, kann nicht mehr bewiesen werden, als mit der allerdings sehr gewichtigen Thatsache, dass der Nerv den Canalis obturatorius aufsucht. Es muss davor gewarnt werden, aus an und für sich interessanten Erscheinungen, in so fern sie consecutiver Natur sind, nicht allzu weitgehende Schlüsse zu ziehen.

Eisler giebt an, dass der Nerv für den M. pectineus des Menschen aus dem ventralen Derivate des Cruralis herstamme und allermeist mit einem Theile des Cut. fem. medialis gemeinsam verlaufe, dass man diesen Anschluss einen typischen nennen könne. Nach eigenen Erfahrungen halte ich den Verlauf des N. pectineus hinter den Schenkelgefäßen als einen typischen. Wenn es sich begründen lässt, dass der M. pectineus ein abgespaltenes Stück der subvertebralen Muskulatur, des M. psoas ist, wofür neben vielem Anderen der zuweilen angetroffene Verlauf des R. pectineus durch die ganze Länge des M. psoas zu sprechen scheint, so ist der Anschluss des Nerven an den Cruralisstamm ein erworbenes Verhalten, eben so wie der gemeinsame Verlauf mit dem Cut. fem. medialis (vgl. Eisler). Andererseits aber würde der Verlauf des N. pectineus hinter den Gefäßen eine genügende Erklärung finden.

Der Nervus tripartitus s. furcalis (v. Ihering).

Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, dass einer der lumbalen Spinalnerven Wurzeln zum N. fem., zum N. obturat. und zum N. ischiadicus entsendet. Dieser dreigetheilte Spinalnerv ist in so fern bedeutsam, als wir auch aus ihm den engeren Zusammenhang verschiedener Muskel- und Nervengebiete erkennen. Eine Kontinuität zwischen letzterem lässt die Verschiebungen aus dem einen Gebiete in das andere verständlicher erscheinen, welche die Nerven und Muskeln bei metamerer Reduktion des Rumpfes eingehen. M. Fürbringer hat auf die Übereinstimmung von metamerer Umbildung und Verbreitung gleicher Spinalnerven in verschiedene Endgebiete hingewiesen. Davidoff hat den Nachweis gebracht, dass der dreigetheilte Nerv bei verschiedenen Individuen von Salamandra maculosa nicht der gleiche sei (1884, pag. 413). P. Eisler hat den dreigetheilten Spinalnerven, den Nervus furcalis v. Ihering's, beim Menschen stets gefunden, bringt aber seine großen Bedenken

gegen die Deutungen zur Geltung, welche v. Ihering diesem Nerven zuschreibt (1892, pag. 31, 32). In der Regel ist der 16. thoraco-lumbale Spinalnerv beim Menschen ein N. tripartitus. Dieser normale 4. lumbale Spinalnerv entsendet einen Ischiadicusstrang zum 5., mit welchem letzterer den Truncus lumbo-sacralis formirt. Eisler vermisste diesen Verbindungsstrang zwischen 4. und 5. Lumbalnerven niemals, und stellt auf Grund seiner Erfahrungen die Angabe Henle's (Handbuch der Nervenlehre. 1871. pag. 525) sogar in Frage, welcher an einem Präparate der Göttinger Sammlung den Strang nicht gefunden, den Plexus lumbalis vom Plexus sacralis vollständig abgetrennt wahrgenommen hat. Früheren Angaben über diesbezügliche Fragen (1892) habe ich hinzuzufügen, dass ein N. tripartitus bei den Primaten vorzukommen pflegt, dass er aber auch fehlen kann. Ich vermisse ihn bei Hylobates syndact. (Textfig. 27). Hier bleiben der 16. und 17. thoraco-lumbale Spinalnerv von einander getrennt, und der 16. entsendet Wurzeln nur zum Obturatorius und Femoralis, aber nicht zum Ischiadicus. Bei dem früher untersuchten Syndactylus (1890. Fig. 24) lag ein gleiches Verhalten vor. Wenn nicht auch hier an der Richtigkeit der Beobachtung gezweifelt wird, so wird man zugeben müssen, dass ein Verbindungsstrang zwischen 4. und 5. lumbalen Spinalnerven beim Menschen wohl auch zuweilen fehlen könne, da ein N. tripartitus nicht ein absolut nothwendiges Element des Plexus lumbo-sacralis der Primaten ist. Eisler indessen behauptet mit aller Bestimmtheit, dass eine solche Trennung nur ein Kunstprodukt sein könne (1892, pag. 30). Theoretische Bedenken gegen das Fehlen der Schlinge zum Ischiadicus des Menschen bestehen meiner Überzeugung nach nicht; denn die Anlage der Plexuswurzeln hängt von derjenigen der Lage des Beckens zur Körperachse ab. Diese Lage aber kann verschieden sein. Ich verweise auf eine demnächst erscheinende Arbeit von L. Bolk.

Der Plexus lumbo-sacralis eines Orang Utang auf der Textfigur 30 weist einen N. tripartitus ebenfalls nicht auf. Der Spinalnerv, welcher sowohl zum lumbalen als auch zum sacralen Geflechttheile Beziehungen zeigt, ist der 15. thoraco-lumbale. Dieser ist kein dreigetheilter Strang, sondern ein Nervus bipartitus. Die eine Wurzel zieht zum Femoralis, die stärkere zum Ischiadicus. Der Obturatorius bleibt ohne Wurzel.

Ein Nervus tripartitus steht in einer bestimmten Abhängigkeit zu anderen Theilen des Geflechtes und unterliegt in der Reihe der Primaten demgemäß denselben Verschiebungen wie ein jeder andere

Nervenstamm des Geflechtes. Es ist daher fast selbstverständlich, dass an ihm sich wiederhole, was für andere Gebilde dargelegt ist. Im Vergleiche mehrerer Befunde mit einander ist derjenige Thatbestand stets als der indifferentere zu beurtheilen, wo der N. tripartitus aus weiter caudalwärts befindlichen Spinalnerven gebildet ist. Die Befunde reihen hiernach sich folgendermaßen an einander:

	Angabe des dreigetheilten, Wurzeln zum Femoralis, Obturatorius und Ischiadicus entsendenden thor.-lumb. Spinalnerven	Angabe, der wievielte präsacrale der Nerv. tripartitus ist
Cynocephalus mormon	18.	3.
Inuus nemestrinus	18.	2.
Semnopithecus leucopr.	17.	3.
Cynocephalus sphinx	17.	2.
Cercopithecus sinicus	17.	2.
- radiatus	17.	2.
Ateles	17.	2.
Cercopithecus radiat. (Tafelfigur 10)	17.+16.	3.+4.
Troglodytes niger	16.	2.
- Gorilla ♂	16.	2.
- ♀	16.	1.
Mensch	16.	2.
Orang (Textfigur 29)	15.	2.
Mensch (Variationen nach Eisler, 1892, pag. 32)	17.	—
	17.+16.	—
	16.+15.	—

Der 16. thoraco-lumbale Spinalnerv ist beim Menschen in der Regel dreigetheilt. P. Eisler theilt Beobachtungen mit, nach denen im indifferenteren Verhalten der 17. oder der 17. zugleich mit dem 16. Spinalnerven im obigen Sinne dreigetheilt ist. Andererseits traf Eisler weiter proximalwärts erfolgte Verschiebungen des N. tripartitus an, bei denen der 15. zugleich mit dem 16. die Beziehungen zum Obturatorius, Femoralis und Ischiadicus zeigte (l. c. pag. 12). Hier liegt ein progressiver Zustand vor. Die atavistischen menschlichen Formen klingen an diejenigen niederer Primaten an; die progressiven erheben sich über die bei den Anthropoiden normal auftretenden, ohne aber das beim Orang der Fig. 29 bestehende Verhalten

zu erreichen, wo der 15. thoraco-lumbale Spinalnerv allein den N. tripartitus vorstellt.

Der Process proximaler Verschiebung am Plexus der untersuchten Primaten äußert sich am dreigetheilten Spinalnerven in der Weise, dass beim Vergleiche der extremen Zustände von Cynocephalus und Orang drei Segmente übersprungen sein können.

Der Nerv. tripartitus ist meistens der zweite präsacrale Spinalnerv. Da der dritte oder vierte, andererseits der erste präsacrale Spinalnerv das dreigetheilte Gebilde zu sein vermag, so darf zwischen ihm und der Gliederung des Achsenskelettes der Bestand engster Wechselbeziehungen nicht angenommen werden. Es stehen, was sich auch hier zu erkennen giebt, Nervenverschiebung in cranialer Richtung sowie die Verminderung präsacraler Wirbel unter dem gemeinsamen Einflusse der metameren Rumpfverkürzung. Beide Erscheinungen sind Folgezustände eines umfassenderen Vorganges; keine von beiden übernahm irgend welche Führerschaft. Es wird desshalb auch immer unverständlich bleiben, wie etwa Veränderungen an der Wirbelsäule direkten Einfluss auf die Nerven oder Umformungen an letzteren auf die Gliederungsverhältnisse des Achsenskelettes ausüben können. Die Veränderungen des Plexus gehen zunächst unabhängig von der Lage des Sacrum vor sich (Davidoff, 1884, pag. 410). Die Verlagerung der Extremität um einen Wirbel ist von Einfluss auf den Plexus (pag. 411). Dass weitere Korrelationen zwischen der Bildung des Plexus und der Gliederung des präsacralen Wirbelsäulenabschnittes bestehen, ist oftmals hervorgehoben (Fürbringer, Davidoff). Eisler's neue Untersuchungen bekräftigen die Annahme; denn unter 22 Fällen, welche eine abnorme Lage des N. furcalis darboten, waren 16 (d. i. 73%) mit einer Anomalie der Wirbelsäule gepaart (l. c. pag. 58), während andererseits derartige Anomalien bei normal gelegenem Nervus tripartitus unter 105 Fällen nur 9mal angetroffen wurden (8,6%). Da die Wechselbeziehungen zwischen Aufbau der Wirbelsäule und des Plexus nur als entferntere zu gelten haben, so ist es begreiflich, dass die Extremität sich wohl auch hat verschieben können, ohne am Plexus etwas davon hervortreten zu lassen (vgl. Paterson).

Eisler hat in verdienstlicher Weise die Wechselbeziehungen dargelegt, welche der proximale und distale Abschnitt des menschlichen Plexus lumbo-sacralis je nach der Stellung des dreigetheilten Spinalnerven in der Reihe aufweisen. Der normale N. tripartitus ist mit dem Verhalten gepaart, in welchem der 3. sacrale Spinalnerv

die letzte Plexuswurzel vorstellt. Verschiebt sich der N. tripartitus proximalwärts, so schließt der 2. sacrale Spinalnerv den Plexus, während gleichzeitig der 12. thorakale Spinalnerv in den Plexus hineinbezogen ist. Ist der 17. Lumbalnerv der Nerv. tripartitus, so ist der 13. Spinalnerv, welcher normal der erste Geflechtsnerv ist, vom Plexus in indifferenter Weise ausgeschlossen. Diese vikariirenden Schwankungen lassen sich bereits aus der verschiedenen Stärke der Wurzeln, aus der Menge der Nervenbündel entnehmen, welche vom 4. zum 5. Lumbalnerven entsendet werden. Eisler führt im Einzelnen aus, wie proximale Wurzeln mit der distalen Verkürzung der Extremitätengeflechte an Volumen zunehmen, und wie der N. furcalis gleichzeitig dabei eine proximale Verschiebung erfahre. Auch auf die Abhängigkeit des Ursprunges des N. genito-cruralis. des N. cut. femoris lateralis sowie des N. femoralis aus mehr proximalen oder mehr distalen Spinalnerven von der Lage des N. tripartitus geht Eisler ein. In gleicher Weise wird auf die Abhängigkeit zwischen der Ansabildung zwischen 11. und 12. Thorakalnerven und zwischen dem proximalen Stande des Extremitätenplexus hingewiesen (pag. 66). Die Bedeutung der Angaben Eisler's liegt darin, dass der organische Zusammenhang in der gleichzeitigen Verschiebung aller Plexusderivate erkannt und in überzeugender Weise dargestellt worden ist. Die Untersuchungen fördern die hier behandelten Fragen, so weit sie auf die menschlichen Einrichtungen sich erstrecken, sehr erheblich und werden bei der weiteren Klarlegung dieser Fragen nie außer Acht gelassen werden können. Wir gelangten durch Eisler's Untersuchungen in den Besitz einer großen Anzahl neuer, werthvoller Thatsachen, welche gesichtet und gruppirt worden sind.

Anzahl der spinalen Wurzeln des Lendengeflechtes.

Auffallend tritt die Übereinstimmung bei 23 Prosimiern und Affen betreffs der Anzahl von Spinalnerven zu Tage, welche zum Lumbartheile des Plexus lumbo-sacralis Beziehung gewonnen haben. Mehr als vier Spinalnerven treten nirgends zum Geflecht. Weniger als drei Nerven sind in jener Beziehung nicht zur Beobachtung gekommen. Innerhalb dieser engen Grenzen äußern sich indessen vielfache Schwankungen. Dreizehnmal finde ich drei Spinalnerven, mit Ausnahme allerdings des distalen unter ihnen, welcher auch zum Sacraltheile eine Wurzel entsendet, sich im Lumbarabschnitte erschöpfen. Fünfmal gelangte zu den drei Spinalnerven noch ein

Theil des proximal sich anfügenden Nerven zum Plexus. Einmal zog noch ein kleiner caudaler Wurzelfaden hinzu (Semnopithecus). Einmal bestand der Lumbartheil aus vier Spinalnerven (Nycticebus), dreimal gelangten zwei und ein Ast eines proximal sich anschließenden Spinalnerven zum Lumbartheile (zwei Exemplare Syndactylus, Leuciscus).

Die Vorstellungen von der Konstanz des Nervensystems, die Überzeugung, dass Abweichungen in ihm nur äußerst selten vorkommen (Meckel, Path. Anat. Bd. II. Abth. 1. pag. 156), dürfen wohl als veraltete bezeichnet, jedenfalls nicht durch die nur scheinbare Konstanz der Anzahl von Bausteinen am Lumbartheile des Geflechtes gestützt werden, da die Wurzeln nur selten homolog sind und desshalb eben für stattgefundene Veränderungen sprechen. Es haben Anschauungen an Werth verloren, welche W. Krause und Telgmann in den »Nervenvarietäten beim Menschen« (1868), und W. Krause (Anatomische Varietäten. 1880) noch später vertreten, welchen M. Holl voll und ganz huldigt (s. Über die Lendennerven. Wiener medic. Jahrbücher. pag. 141—150. 1879), und zu denen Rüdinger an verschiedenen Orten sich bekennt. Die Grundlage für jene Anschauungen bilden die von Ch. A. Voigt (Beiträge zur Dermato-Neurologie. Wien 1864) aufgestellten Sätze, nach welchen die Ursprungs- und Endigungspunkte ein für alle Mal gegeben seien und unter allen Umständen nichts geändert werden könne als der Weg, den die Nervenfasern nehmen, um immer wieder zu dem ganz bestimmten Punkte der Peripherie zu gelangen. Nach Voigt kommen Anomalien mithin nur im Verlaufe des Nerven vor, wobei diese mancherlei Umwege vermöge der Plexusse und der Anastomosen einschlagen können. Die große Bestimmtheit, mit welcher Voigt gewonnene Anschauungen ausspricht, darf uns nicht mehr abschrecken, für neu zu Tage getretene Erscheinungen andere Erklärungsversuche anzustreben.

Wie schwer es aber ist, von so alten und wie in Stein eingemeißelten Vorschriften sich zu befreien, beweisen selbst die in vielen Beziehungen trefflichen Untersuchungen Eisler's. Letzterer führt Sätze von Voigt mit der Bemerkung an, dass dieselben durch die eigenen Ergebnisse zu Recht bestehen bleiben. So sollen z. B. »jede sensitive Nervenfaser mit ihren peripherischen Endigungen eine ganz bestimmte größere oder kleinere Hautstelle des menschlichen Körpers

versorgen, und die dieselben umlagernden Endigungsgebiete einer ganz bestimmten und konstanten Anzahl Nervenfasern angehören« etc. In so enge und abgemessene Formen lassen sich aber nun einmal morphologische Erscheinungen, welche auf einem Gebiete größter Veränderung liegen, nicht bringen. Eisler wendete sich wie seine Vorgänger beim Studium des Wechsels im Plexus lumbo-sacralis nicht gleichzeitig den Veränderungen in den Endgebieten zu und konnte nur desshalb jenen alten Anschauungen getreu bleiben. Ich stehe gemeinsam mit einigen von mir sehr hochgeschätzten Forschern auf dem Standpunkte, dass das Nervensystem mit anderen Organsystemen in der Wandelbarkeit wetteifert, dass aber die sichtbaren Veränderungen nicht zuerst an den Nervensträngen, sondern an deren Endgebieten vor sich gehen. Beide bilden aber für unsere Vorstellung eine morphologische Einheit, so dass Vorgänge in dem einen nicht ohne Veränderungen im anderen Theile denkbar sind. Nicht die Veränderungen der von den Nerven eingeschlagenen Wege, sondern die Umgestaltungen in den sensiblen und motorischen Endapparaten sind es hauptsächlich, mit welchen wir rechnen. Die gewaltigsten Schwankungen und die großen Schwierigkeiten der Erklärung für deren Zustandekommen treffen wir an den Gliedmaßen an. Feste Termini für Muskeln und Hautnerven stellten sich hier wegen der Beharrlichkeit der Formerscheinungen ein. Die Gleichartigkeit gleichbenannter Muskeln und Hautnerven beruht bei verschiedenen Formen auf Konvergenz oder auf Nachbildung, die von verschiedenen Körpersegmenten ausgeübt ist. Die Muskeln und Hautnerven können in Bezug auf Form und Leistung für den Organismus gleichgebildet sich erhalten; diese Bildung bleibt aber nichtsdestoweniger oft nur eine nachgeahmte, durch Konvergenz gleiche, eine parhomologe. Denn nur diejenigen Muskeln oder Nerven der Gliedmaßen verschiedener Individuen können Anspruch auf komplette Homologie erheben, welche neben anderen Eigenschaften auch zu einem gleichen, einem homologen Körpersegmente gehören. Da gleichbenannte Extremitätentheile sehr oft den verschiedensten Segmenten entstammt sind, so können sie nur durch Konvergenz der Bildung das Gleichartige gewonnen haben. Gleichbenannte Muskeln und Nerven der Gliedmaße sind, sobald sie aus verschiedenartigen Segmenten hervorgegangen sind, nur als imitatorisch homologe Bildungen zu bezeichnen. Einander homologe Spinalnerven können dabei zu ganz verschiedenen Muskelarten in Beziehung stehen. Während spinale Nervenstränge in Bezug ihrer Reihenfolge eine Über-

einstimmung behalten, können ihre Endgebiete doch den größten Wandlungen anheimfallen, welche auf den centralen Apparat, Rückenmark, sowie auf die Zusammensetzung der Leitungsbahn eine Rückwirkung zur Folge gehabt haben müssen.

Ein sehr wichtiges Merkmal wird heut zu Tage für die Werthschätzung von Muskel- und Hautnerven der Gliedmaßen in erster Linie mit die Bestimmung deren Herkunft aus den Spinalnerven sein. Fehlen genaue Bestimmungen hierüber, so sinkt damit schon der Werth der Angaben auf ein geringeres Niveau.

Wenn Utschneider (1892) es z. B. versäumt hat, die Gliederung der Wirbelsäule anzugeben, so dass die seriale Bestimmung der Spinalnerven nicht einmal ermöglicht ist, so wird hiernach die Beurtheilung der Arbeit sich ergeben.

Die hier niedergelegten Beobachtungen sowie die Art ihrer Verwerthung mögen zu erneuten Forschungen anregen.

Litteraturverzeichnis.

Asp, Studier of plexus sacralis. Comment. variae in mem. actor. CCI, annor. edidit. Univ. Helsingfors. 1890.

K. Bardeleben, Über Innervirung, Entstehung und Homologie der distalen Gliedmaßenmuskeln bei den Säugethieren. Ergänzungsheft zum sechsten Jahrgang, 1891, des Anatom. Anzeigers.

Frank Champneys, On the muscles and nerves of a Chimpanzee (Troglodytes niger) and a Cynocephalus Anubis. Journal of Anatomy and Phys. Vol. VI. Part I. Nov. 1871.

M. Davidoff, 1) Über die Varietäten des Plexus lumbo-sacralis von Salamandra maculosa. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX. 1884. 2) Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. Morphol. Jahrbuch. Bd. V, VI, IX.

J. Deniker, Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoides. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1886.

Paul Eisler, Das Gefäß- und peripherische Nervensystem des Gorilla. Halle 1890.

—— Der Plexus lumbo-sacralis des Menschen. Abhandl. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. Bd. XVII. 1892; vgl. auch: Anatomischer Anzeiger. 1891 und Verhandlungen der 64. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. 1891. II. 9. Abtheilung.

Max Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII und VIII. Morphol. Jahrbuch. Bd. I.

Max Fürbringer, Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.

—— Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Allgemeiner Theil. Resultate und Reflexionen auf morphologischem Gebiete. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam 1888.

C. Gegenbaur, Bemerkungen über den M. flexor brevis pollicis und Veränderungen in der Handmuskulatur. Morphol. Jahrbuch. Bd. XV. 1890.

Goodsir, Edin. Phil. Journ. January 1857.

Wilh. Höfer, Vergleichend-anatomische Studien über die Nerven des Armes und der Hand bei den Affen und dem Menschen. Münchener medic. Abhandlungen. VII. Reihe. 3. Heft. 1892.

M. Holl, Über die Lendennerven. Wiener medicinische Jahrbücher. 1879. pag. 141—150.

H. von Ihering, Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

J. F. Kohlbrügge, Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, herausgegeben von Dr. Max Weber. 1890.

W. Krause, Anatomische Varietäten. 1880. III. Band des Handbuches der menschlichen Anatomie. 3. Auflage.

W. Krause und J. Telgmann, Die Nervenvarietäten beim Menschen. Leipzig 1868.

Carl v. Langer, Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie. 5. Aufl., bearbeitet von C. Toldt. Wien 1893.

Paterson, A. Melville, 1) The Morphology of the sacral plexus in man. The Journal of anatomy and physiology. Vol. XXI. New Series. — Vol. I. pag. 407—412. 1887. 2) Position of the mammalian limb; regarded in the light of its innervation and development. Vol. XXIII. N. S. Vol. III. pag. 283—299.

Potocki, Der Plexus lumbo-sacralis und seine Beziehungen zu den Nerven der unteren Extremität. Petersburg 1877. Dissertation.

E. Rosenberg, Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1876.

Rüdinger, Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der Anatomie und Physiologie. Herausgegeben von R. Virchow und A. Hirsch. Bericht für das Jahr 1879. Referat über Holl's »Lendennerven«. pag. 19. Rüdinger's topographisch-chirurgische Anatomie des Menschen. Stuttgart.

G. Ruge, Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden. Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien von Dr. Max Weber. Heft 2. Leyden 1890.

—— Der Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. 1892.

—— Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. — Der Musculus rectus thoraco-abdominalis der Primaten. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX.

Solger, Zur Anatomie der Faulthiere (Bradypodes). (Choloepus didactylus und Bradypus tridactylus.) Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1876.

Anton Utschneider, Die Lendennerven der Affen und des Menschen. Münchener medicinische Abhandlungen. Arbeiten aus dem anatomischen Institute. 26. Heft. VII. Reihe. 1. Heft. München 1892.

Benjamin Vetter, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII.

Christ. Aug. Voigt, Beiträge zur Dermato-Neurologie nebst der Beschreibung eines Systems neu entdeckter Linien an der Oberfläche des menschlichen Körpers. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissensch. Wien 1864. 2. Abth. pag. 1—40.

Charlotte Westling, Beiträge zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems. Bihang Till. K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. IX. No. 8. Stockholm 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII. Figuren 1—9.

Fig. 1. Ventralansicht von Bauch und Oberschenkel. Cynocephalus mormon. Verzweigungen des 14. thoraco-lumbalen Spinalnerven. 1 : 3.

Fig. 2. Seitliche Ansicht von Rumpf und Oberschenkel. Cynocephalus mormon. Verzweigungen der Rr. cutanei laterales des 11.—16. thoraco-lumbalen Spinalnerven. 1 : 3.

Fig. 3. Ventralansicht der rechten Hälfte von Bauch und Oberschenkel. Cercopithecus radiatus. Verzweigungen der Rr. cut. laterales des 12.—16. thoraco-lumbalen Spinalnerven. Hautäste des N. femoralis verzweigen sich medial vom Sartorius. 1 : 2.

Fig. 4. Lateralansicht der linken Hälfte von Rumpf und Oberschenkel. Cercopithecus sinicus. Rr. cutanei laterales des 13.—16. thoraco-lumbalen Spinalnerven. 1 : 2.

Fig. 5. Ventralansicht des linken Oberschenkels. Cercopithecus sinicus. Rr. cut. laterales des 14.—16. Spinalnerven. Ein Ast des N. femoralis leitet sich aus dem 15. thoraco-lumbalen Spinalnerven her und verästelt sich medial vom Sartorius bis zur Regio genu. 1 : 2.

Fig. 6. Ventralansicht des Plexus lumbo-sacralis dexter von Cynocephalus mormon. 1 : 2. Die 13. Rippe und das Promontorium orientiren über die Anzahl der thoraco-lumbalen Spinalnerven. 1 : 2. *ps* Ram. musc. psoas; *il.ps* Ram. musc. ileo-psoas.

Fig. 7. Ventralansicht des linken Plexus lumbo-sacralis von Cynocephalus sphinx. *XII*, *XIII* bedeuten 12. und 13. Rippe. 1 : 2.

Fig. 8. Ventralansicht des linken Plexus lumbo-sacralis von Ateles paniscus. Der 14. ist der subcostale Spinalnerv. Die Grenze von Lende und Sacrum ist durch zwei Striche angedeutet.

Fig. 9. Ventralansicht des Plexus lumbo-sacralis von Semnopithecus leucoprymnus. Man erkennt den subcostalen und die darauffolgenden 13.—19. thoraco-lumbalen Spinalnerven.

Tafel XIV. Figuren 10—14.

Fig. 10. Ventralansicht des rechten Plexus lumbo-sacralis von Cercopithecus radiatus. Der 12. Nerv ist der subcostale. 1 : 2.

Fig. 11. Ventralansicht des linken Plexus lumbo-sacralis. Der 12. Spinalnerv ist der subcostal gelegene. Die Grenze von Lende und Kreuzbeingegend ist durch zwei Striche angedeutet. 1 : 2.

Fig. 12. Gleiche Ansicht des Geflechtes von Troglodytes niger. Der 13. Nerv ist der subcostal gelegene. Die lumbo-sacrale Grenze ist durch zwei Striche angedeutet. Alle Nerven des Lumbargeflechtes sind bis zum Eintritt in die Bauchdecken dargestellt. 1 : 2.

Fig. 13. Ventralansicht des linken lumbo-sacralen Geflechtes von Troglodytes Gorilla.

Fig. 14. Ventralansicht der Nerven desselben Geflechtes in ihrer natürlichen Lagerung zum M. psoas minor und M. psoas maior, sowie zum Zwerchfelle. Die Nerven sind bis zum Eintritte in die Bauchdecken dargestellt.

Zur Beurtheilung der Mesenterialbildungen.

Entgegnung an Herrn Prof. Toldt.

Von

Dr. Hermann Klaatsch,
Privatdocent in Heidelberg.

Mit Tafel XV.

Meine im XVIII. Bande dieses Jahrbuchs veröffentlichten Untersuchungen über die Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbelthiere sind neuerdings von Toldt einer Kritik unterworfen worden. In seiner Abhandlung: »Über die maßgebenden Gesichtspunkte in der Anatomie des Bauchfells und der Gekröse«[1] greift er die Resultate, zu denen ich gelangt bin, auf das heftigste an und sucht darzuthun, »dass der Standpunkt, von welchem aus« ich »die Anatomie des Bauchfells und der Gekröse aufzuhellen versucht« habe, »keineswegs ein richtiger und erfolgversprechender ist« (pag. 87).

Indem ich mich im Folgenden der Aufgabe unterziehe zu prüfen, in wie weit die von Toldt gegen mich vorgebrachten Einwände stichhaltig sind, werde ich zunächst die speciellen, von Toldt unter besondere Rubriken gebrachten Punkte besprechen, um mich sodann mit ihm über die allgemeinen Gesichtspunkte, welche auf dem Gebiete der Mesenterialbildungen Geltung beanspruchen, aus einander zu setzen. Die genaue Kenntnis sowohl meiner Arbeit als der Toldt'schen Schrift setze ich beim Leser voraus.

[1] Denkschriften der math.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Bd. LX. Wien 1893.

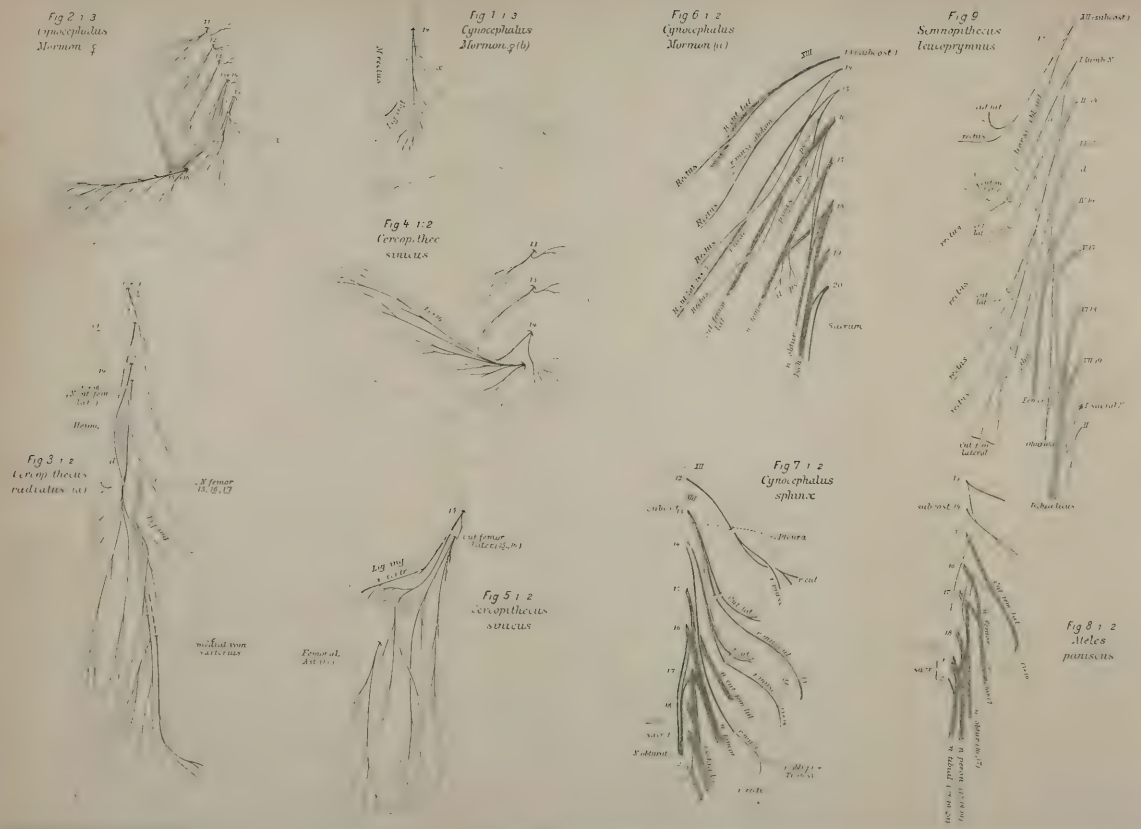


Fig 2 1 3
Cynocephalus
Mormon ♀
Fig 1 1 3
Cynocephalus
Mormon ♂ (b)
Fig 6 1 2
Cynocephalus
Mormon (a)
Fig 9
Semnopithecus
leucoprymnus
Fig 4 1:2
Cercopithec
sinicus
Fig 3 1 2
Cercop thecus
radiatus (a)
Fig 5 1 2
Cercopithecus
sinicus
Fig 7 1 2
Cynocephalus
sphinx
Fig 8 1 2
Ateles
paniscus

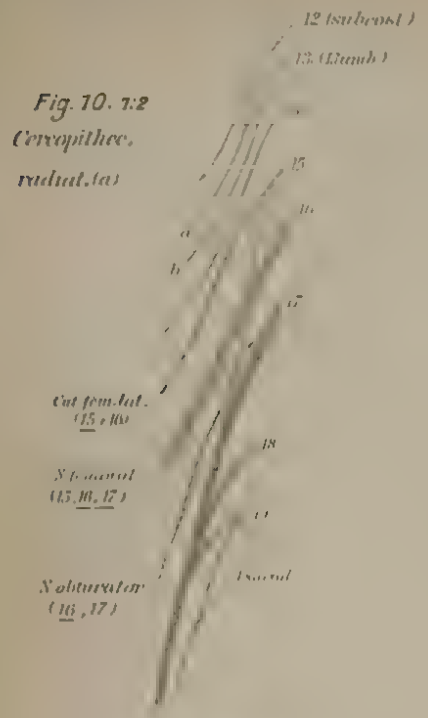


Fig. 10. 1:2
Cercopithec. rubiat. (a)

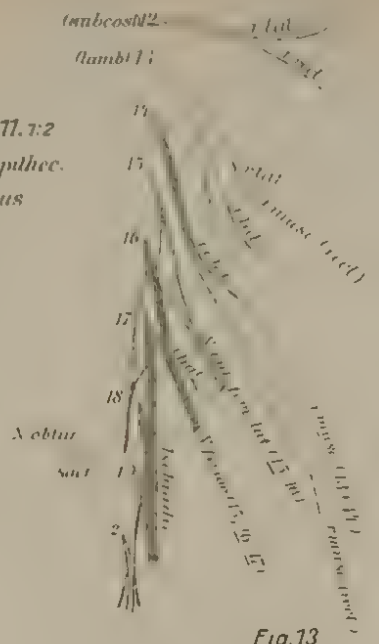


Fig 11. 1:2
Cercopithec. sinicus

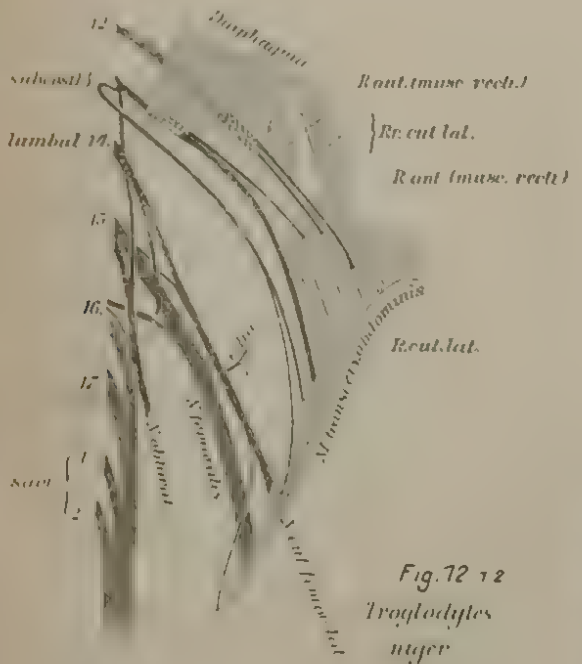


Fig. 12 1:2
Troglodytes niger

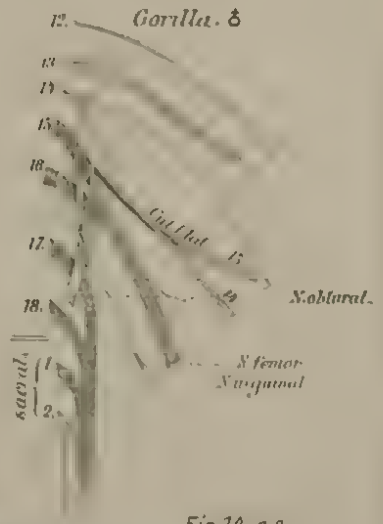


Fig. 13
Gorilla. ♂

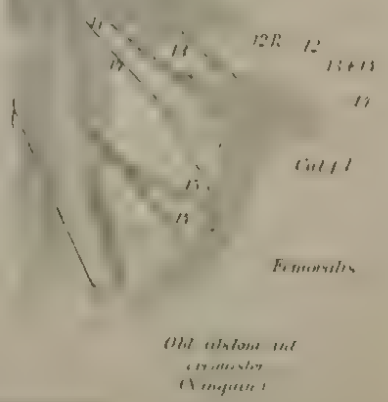


Fig 14 1:2
Gorilla.

I. Specielles.

1) Mesocolon ascendens (pag. 73).

Toldt knüpft an folgenden Satz an, den ich auf pag. 693 bei der Besprechung der Ontogenese des menschlichen Situs peritonei gegeben habe: »Der wichtigste Punkt hierbei — ihn hat Joh. Müller nicht erkannt, wie auch kein Anderer nach ihm, — ist die Festheftung der Pars postcoecalis an das Mesoduodenum. Hierdurch wird die künftige Lage des Colons definitiv gesichert.« Toldt meint, dass ich mit diesen Worten ihm die Priorität streitig machen wolle bezüglich der Anheftung des Colon an das Duodenum und das Gekröse des letzteren. Indem er auf mehrere Stellen in seinen beiden früheren Arbeiten verweist, erklärt er, die ausführliche Behandlung dieses Punktes und seiner Konsequenzen könne »einem Fachmanne, der seine Arbeiten durchgesehen hat, unmöglich entgangen sein«.

Um zu zeigen, dass ich in diesem Punkte Toldt's Ansicht recht wohl kannte und mir ein Prioritätsstreit darüber gänzlich fern lag, brauche ich Toldt nur auf pag. 387 meiner Arbeit zu verweisen, wo ich ausdrücklich sage: »Toldt lässt . . . . das Colon mit dem Duodenum verkleben«. Bei der Wiedergabe meines Satzes hat Toldt das Wörtchen »hierbei« fortgelassen, welches für den Zusammenhang desselben mit dem Vorhergesagten von großer Bedeutung ist. Nicht um den Anschluss des Colons ans Mesoduodenum im Allgemeinen handelt es sich an der fraglichen Stelle, sondern um ein gewisses Stadium, in welchem dieser Anschluss zuerst erfolgt und um die Veränderungen des Situs, mit denen derselbe verknüpft ist. Das Stadium, auf welches meine Worte sich beziehen, ist das von Joh. Müller vorzüglich beschriebene des 3 cm langen Embryo. Dieses liegt in der Mitte zwischen zwei anderen, von 2,3 cm und 4,8 cm, welche Toldt beschrieben hat. Auf dem Stadium von 2,3 cm erwähnt Toldt nichts von einem Anschluss des Colons ans Mesoduodenum; dass nun dieser auf dem Joh. Müller'schen Stadium bereits erfolgt ist, und zwar durch die Drehung der Nabelschleife, und dass es gerade die Pars postcoecalis ist, welche diesen Anschluss zuerst erreicht — das ist es, was bisher weder Toldt noch sonst Jemand erkannt hatte.

Die Polemik Toldt's gegen meine Vorstellung vom Anschluss des Colon ans Duodenum wird weiter unten bei der Frage nach der Fixirung der Mesenterien erledigt werden. Die Bemerkung über

das Lig. cavoduodenale des Menschen wird uns bei der Besprechung des For. Winslowii zu beschäftigen haben.

2) Colon und Mesocolon descendens (pag. 73).

Toldt verargt es mir, dass ich seine Bezeichnung der Umbiegungsstelle des Enddarmes bei sehr jungen menschlichen Embryonen als Flexura coli lienalis nicht anerkennen will. Toldt wird zugestehen müssen, dass diese Bezeichnung dem erwachsenen Zustande des Menschen entlehnt ist und in diesem eine ganz bestimmte Bedeutung als Umbiegungsstelle des Colon transversum ins Colon descendens besitzt. Da die Sonderung dieser beiden Abschnitte durch die Bildung der Flexura coli lienalis zum Ausdruck gelangt, so kann in einem Stadium, wo ein Colon transversum noch gar nicht differenzirt ist, dieser Terminus noch nicht verwendet werden.

Im Folgenden bespricht Toldt das von mir als Lig. rectolienale bezeichnete Gebilde. Ich hatte gezeigt, dass es sich bei diesem um eine konstante, allen Säugethieren gemeinsame Bildung handelt. Die eigenen Beobachtungen, welche Toldt neuerdings darüber vorbringt, bestätigen meine Ansicht. Dennoch soll ein solches dem Menschen fehlen. Schon an einer früheren Stelle (pag. 69) behauptet er: »Klaatsch weiß recht gut, dass ein Ligamentum rectolienale beim Menschen nicht vorhanden ist; denn er hat es eben so wenig, wie irgend Jemand je gesehen, sondern er erwartet erst dessen Nachweis.«

Nun ist aber beim erwachsenen Menschen als Rest des Lig. rectolienale die als Lig. colicolienale allgemein acceptirte Bildung vorhanden. Ich sehe daher nicht ein, wesshalb sich Toldt mit dem Nachweis abmüht, dass dasselbe beim Menschen nicht zu Stande kommen kann, zumal er selbst bei abweichenden Mesenterialverhältnissen dasselbe in einer, an die niederen Säugethiere erinnernden Weise beschrieb. Warum sich das Lig. rectolienale unter normalen Verhältnissen anders als dasjenige der niederen Säugethiere verhält, habe ich durch die Modifikationen des Situs peritonei in der Prosimier-Primatenreihe hinreichend dargethan.

Da ich bei allen mir zugänglichen menschlichen Objekten das Lig. rectolienale beschrieben und seine Übereinstimmung mit demjenigen der Affen dargethan habe, so kann gar nicht die Rede davon sein, dass ich den Nachweis desselben erst erwarte. Die Stelle, welche Toldt zu seinen oben citirten Äußerungen veranlasst, findet

sich bei der Beschreibung, welche ich auf Grund der in der Litteratur von Toldt selbst niedergelegten Angaben vom Situs eines 2,3 cm langen Embryo gebe. Da mir ein derartiges Objekt nicht zur Verfügung stand, so musste ich mich mit einer Wiedergabe der von Toldt in seinem ersten Werke gegebenen ausführlichen Beschreibung begnügen. Da ich in diesem die Verhältnisse mit denen gewisser Säugethiere übereinstimmend fand, und mir die späteren Stadien keinen Anlass gaben, für den Menschen gerade in Bezug auf die Milz eine fundamentale Verschiedenheit von den Affen anzunehmen, so vermuthete ich, dass die von Toldt in seiner Beschreibung gelassene Lücke später ausgefüllt werde. In diesem Sinne sind meine Worte: »Es steht zu erwarten, dass ein Lig. rectolienale sich wird nachweisen lassen«, zu verstehen. Dass sie sich auf das betreffende Stadium beziehen, geht aus dem Zusammenhang deutlich hervor. Eine Verallgemeinerung dieses Satzes und eine Entstellung desselben dahin, dass ich darin das Fehlen des Lig. rectolienale beim Menschen anerkenne, ist durchaus willkürlich. Hätte Toldt neuerdings das Fehlen einer so fundamentalen Bildung beim menschlichen Embryo beweisen wollen, so hätte er sich auf eben dieses frühe Stadium beziehen müssen.

Was nun das Wesen des Lig. rectolienale anbelangt, so ist Toldt überzeugt, »dass damit nichts Anderes gemeint sein kann, als ein Stück des großen Netzes, welches bei Säugethieren in größerer oder geringerer Ausdehnung an die linke Seite des Mesocolon descendens oder auch an einen Theil des Colon descendens selbst angewachsen ist, so dass eine (durch den angewachsenen Theil des Netzes selbst hergestellte) Verbindung der Milz mit dem Colon beziehungsweise Mesocolon besteht« (pag. 74).

Auch das Lig. pleurocolicum hat er als »durch die Anwachsung des großen Netzes an die linke Bauchwand« entstanden »nachgewiesen«. Sind nach Toldt's Ansicht sowohl Lig. rectolienale als Lig. pleurocolicum vom großen Netz aus entstanden, so entfernt sich bezüglich des letzteren diese Anschauung nur wenig von der meinigen, welche eine nähere Beziehung des Lig. pleurocolicum zum Lig. rectolienale annimmt. Jedenfalls ist dieser Punkt, in welchem Toldt nicht weiter mich angreift, unwesentlich gegenüber der Frage nach der Bedeutung des Lig. rectolienale.

Ich hatte dieselbe zu beleuchten gesucht durch den Hinweis auf den Echidnazustand, in welchem die Milz weit am Enddarm abwärts sich erstreckt und durch eine Mesenterialplatte mit demselben

verbunden ist. Während Lobus anterior und vor Allem Lobus medius der Milz die Knickungsstelle des Omentum majus einnehmen, liegt der Lobus posterior der Milz im freien Rande des Lig. rectolienale. Durch die allmähliche Reduktion des Lobus posterior, welche ich in kontinuirlicher Folge bei Marsupialiern und Placentaliern nachweisen konnte, erklärte ich die Ausbildung und Umgestaltung des Lig. rectolienale der Säugethiere. Das Ausgangsstadium selbst — den Echidnazustand — verknüpfte ich mit Befunden bei niederen Wirbelthieren, welche ebenfalls einen am Enddarm gelegenen Milztheil besitzen.

Ich halte also das Lig. rectolienale für eine von vorn herein bei Mammaliern gegebene Bildung, welche Beziehungen des Enddarmes zum Omentum majus bedingt, während Toldt es erst allmählich vom Omentum zum Enddarm hin sich entwickeln lässt. Wenn ich auch das Lig. rectolienale in innigen Beziehungen zum Omentum majus erkannte, so betrachte ich es doch nicht wie Toldt als ein »Stück« desselben. Meine Ansichten über die Säugethiere sind in diesem Punkte so vollständig durch eine fortlaufende Beobachtungsreihe fundirt, dass die Frage nach der Verknüpfung des niedersten Säugethierzustandes mit anderen Wirbelthieren gänzlich davon abgesondert werden kann. Für die Säugethiere wies ich die weit distal reichende Ausdehnung der Milz als einen primitiven Zustand nach und fand keine Thatsache, welche ein allmähliches Auswachsen des Omentum majus gegen den Enddarm hin nahe legte. Es fragt sich nun, ob Toldt Derartiges gefunden hat, und welche Beweise er für die Ansicht beibringt, dass das Lig. rectolienale ein Stück des Omentum sei.

Versucht man die Toldt'schen Belege für seine Auffassung unter gewisse Rubriken zu bringen, so lassen sich die folgenden aus seinen Angaben hervorheben:

1) Er hat schon früher »den direkten Nachweis erbracht, dass diese Verbindung bei der Katze erst in der späteren Fötalperiode auftritt, also sekundärer Natur ist« (pag. 75).
2) »Dass diese Verbindung des großen Netzes nicht eine ursprüngliche, in einer ererbten Beziehung der Milz zu dem Mesorectum begründete ist, sondern durch sekundäre Verwachsung entsteht, dafür spricht schon die große Variabilität ihrer Ausdehnung und ihrer Lokalisation« (pag. 74).
3) Dass Toldt Recht hat, »ergiebt sich unter Anderem aus der Angabe Klaatsch's, dass bei allen Beutelthieren das

Pankreas in das Lig. rectolienale bis nahe an den Enddarm und an die Milz hineinwuchert« (pag. 74).

Für den ersten Punkt bezieht sich Toldt auf eine Beobachtung, die er in seinem zweiten Werke pag. 27 mitgetheilt hat. Hier spricht er davon, dass »bei Hund, Katze, Kaninchen« . . . »die sekundäre Anlöthung des großen Netzes an die hintere Rumpfwand völlig unterbleibt und nur eine ganz beschränkte sekundäre Verwachsung desselben mit der linken Fläche des gemeinschaftlichen Darmgekröses erfolgt. Diese Verwachsung ist bei neugeborenen Kätzchen bereits vorhanden und besteht hier an jenem Theile des gemeinschaftlichen Gekröses, welcher dem Colon descendens angehört. Bei Katzenembryonen von 6 cm Scheitel-Steißlänge fehlt diese Verbindung noch vollständig, doch liegt jener Theil des großen Netzes, welcher den Schweif des sehr lang gestreckten Pankreas enthält und späterhin die genannte Verbindung eingeht, schon in dieser Entwicklungsstufe an der betreffenden Stelle, d. h. zwischen der linken Niere und der linken Seite des Mesocolon descendens.« Dieser letztere »Theil des großen Netzes« ist nichts Anderes als das Lig. rectolienale. Da dasselbe im fraglichen Stadium vorhanden ist und nach meinen Erfahrungen niemals bei Säugethierembryonen fehlt, so beweist dieser Punkt gar nichts für die sekundäre Bildung des betreffenden Bandes.

Dass ferner die angeblich große Variabilität des Lig. rectolienale gar keine Bedeutung besitzt, ergiebt sich aus dem konstanten Vorkommen desselben bei allen Säugethieren.

Was den dritten Punkt anbetrifft, so bedarf er kaum der Widerlegung. Soll etwa die Ausdehnung des Pankreas den Maßstab abgeben, wonach die Zugehörigkeit von Mesenterien zum großen Netz beurtheilt wird? Abgesehen vom Mesoduodenum, welches schwerlich Jemand zum Omentum majus rechnen wird, erstreckt sich das Pankreas der Säugethiere nicht nur ins Lig. rectolienale, sondern auch in das Lig. hepatogastroduodenale und bei Echidna in die Radix mesenterii hinein. Hört damit schon jede Werthschätzung des Pankreas als Anzeiger des Omentalbezirkes auf, so wird bei einer solchen Argumentation durch die Befunde bei niederen Wirbelthieren, wo das Pankreas weite Bezirke des dorsalen Mesenterium einnimmt, ohne dass eine Omentalbildung bestände, gänzlich der Boden entzogen.

Wenn Toldt seine Ansicht hätte beweisen wollen, so hätte er zeigen müssen, dass es Säugethiere mit vollständig entwickeltem Omentum majus, aber ohne Lig. rectolienale giebt, und er hätte die

Entstehung des letzteren vom ersteren aus auf Beobachtungen stützen müssen. Da hiervon nicht die Rede ist, schweben Toldt's Einwände gegen meine Ansichten gänzlich in der Luft.

Den durch keine Thatsachen gestützten Toldt'schen Ansichten steht meine Beobachtung gegenüber, dass das Lig. rectolienale nicht nur ein Besitz der Säugethiere ist, sondern dass diese ihn mit allen Amphibien und Reptilien theilen. Da bei den meisten derselben eine Omentalbildung gänzlich fehlt, so erweist sich schon von hier aus das Lig. rectolienale als eine vom Omentum durchaus unabhängige Bildung.

Ich komme nun zu der Frage nach der Anknüpfung des Echidnazustandes an den niederer Wirbelthiere. Diese Frage darf nicht, wie es Toldt versucht, mit der Ableitung des Zustandes der höheren Säugethiere von einem Monotremenstadium vermischt werden. Wenn Toldt davon spricht, dass selbst »in dem Falle«, als die direkte Abstammung der Primaten von Siren lacertina erweislich wäre, »die Annahme, dass sich bei den Primaten an dem Darmgekröse eine Spur der ganz ausnahmsweise langgestreckten Milzform von Siren erhalten haben sollte, als eine ganz unbegründete erscheinen« muss (pag. 74), so habe ich ihm zu einer derartigen sonderbaren Zusammenstellung der Formen keinen Anlass geboten.

Wenn er nun gar für die höheren Säugethiere und den Menschen den Nachweis verlangt, dass »die Art. mesentericae an der Versorgung der Milz betheiligt wären«, so kann ich ihm nur entgegenhalten, dass nicht einmal bei Amphibien und Reptilien Derartiges sich findet, wenn ihre Milz auf den Vordermitteldarm beschränkt ist. Dass dennoch deren Milz einst bis zum Enddarm reichte, habe ich nicht nur durch Siren, sondern auch durch die Befunde bei Anuren und Cheloniern begründet. Die Enddarm-Milz dieser Formen ignorirt Toldt einfach, indem er behauptet, die Milz beschränke »sich schon in der Reihe der Amphibien und Reptilien ausschließlich auf den Bereich des Mesogastrium«.

Auch bei Hatteria reicht die Milz weit gegen den Enddarm hin und doch sind hier keine Milzarterien aus der Mesenterica vorhanden. Da nun diese Ausdehnung der Milz nicht auf die Säugethiere beschränkt ist, sondern bei der Urform der Amphibien und Reptilien gleichfalls bestanden hat, so ist die Annahme gerechtfertigt, dass darin ein altes Erbstück der Säugethiere gegeben ist von Formen her, welche mit den niedersten Amphibien und Reptilien diese Erscheinung theilten. Dass gerade die niedersten Säugethiere dieselbe

am meisten entwickelt, die übrigen nur in Rudimenten zeigen, unterstützt meine Annahme sehr wesentlich und steht jedenfalls entschieden in Widerspruch zu der Meinung, dass ein Lig. rectolienale sich erst sekundär innerhalb der Säugethiergruppe allmählich entwickelt habe.

Mesocolon transversum und Omentum majus (pag. 75).

Was den Anschluss des Colon transversum ans Omentum majus anbetrifft, so hatte ich Toldt's Angaben bestätigt und als vollkommen richtig anerkannt, so weit sie die speciellen Vorgänge bei der Aneinanderlagerung der beiden Mesenterialplatten, die allmähliche und zum Theil ungleichmäßig erfolgende Reduktion des zwischen beiden befindlichen Lumens betreffen. Was hingegen die allgemeineren Verhältnisse anlangt, den von zwei verschiedenen Punkten aus erfolgenden Anschluss des Colons ans große Netz, so boten die früheren Angaben Toldt's kein hinreichend klares Bild derselben. Diesen Punkt, namentlich die Bildung der Fossa gastrocolica, hatte Lockwood besser erkannt, und hierauf bezieht sich meine Zustimmung zu den Angaben des Letzteren (pag. 700). Auf die weiteren Ansichten Lockwood's war ich nicht näher eingegangen und hatte nicht erst ausdrücklich dessen mir nicht verständliche »Abwicklungstheorie« zurückgewiesen. Da ich dieselbe jedoch gar nicht erwähnt, noch viel weniger wie Toldt behauptet »acceptirt« habe, so mag der Hinweis darauf genügen, dass ich sie durchaus nicht verfechte.

Da ich ausführlich nachgewiesen habe, dass der Anschluss des Colons ans Duodenum den Ausgangspunkt darstellt für die von da aus nach links erfolgende Anschlussbildung des Colons ans große Netz, wozu sich dann als etwas Besonderes der linke Anschluss des Colons im Bereich der Milz gesellt, so verlieren die Einwände Toldt's jeden Boden. Wer meine Arbeit gelesen hat, wird wissen, dass ich nicht in der Ausdehnung der Flexura coli lienalis ins Lig. rectolienale die »Einleitung« zu dem ganzen Vorgang erblicke; indem mir Toldt eine derartige Ansicht unterschiebt, weicht er vollständig von meinen Auseinandersetzungen ab, und was er gegen diese meine angebliche Meinung vorbringt, habe ich Alles selbst ganz ausführlich ausgesprochen:

»Dadurch, dass das Colon zuerst am Mesoduodenum und dann von dort aus kontinuirlich weiter nach links am Mesogastrium Befestigung gewinnt, ist der Schlüssel für das Verständnis des Anschlusses des Colons ans Omentum majus gegeben. Diesen Punkt

hat keiner der früheren Autoren richtig gewürdigt.« Also weder in der Gegend der Milz, noch wie Toldt behauptet, »unterhalb des großen Magenbogens«, sondern am Pylorus beginnt der Anschluss. Diese meine Ansicht citirt Toldt weder, noch greift er sie an, Beweis genug, dass er nichts dagegen vorzubringen wusste.

Foramen Winslowii (pag. 77).

Indem Toldt mein Gesammtergebnis über diese Bildung citirt, erklärt er: »Für diese Auffassung findet sich weder in der vergleichenden Anatomie noch in der Ontogenese eine ausreichende Begründung; ja alle Thatsachen, welche uns aus der letzteren bekannt sind, sprechen auf das entschiedenste dagegen.«

Beim Eintritt in die Diskussion erklärt Toldt ausdrücklich, »dass die Kommunikationsöffnung, durch welche der Netzbeutel, beziehungsweise der Vorraum desselben mit dem freien Bauchraum zusammenhängt, weder bei Amphibien und Reptilien, noch bei Säugethieren (mit Ausnahme der Affen) mit dem übereinstimmt, was man beim Menschen Foramen Winslowii oder Foramen epiploicum nennt.«

In diesen Worten spricht Toldt eines der wichtigsten Resultate aus, zu denen ich gelangt bin. Dass weder Toldt noch sonst Jemand vor mir eine solche Unterscheidung vorgenommen hatte, wird jedem mit der Litteratur vertrauten Leser bekannt sein. Da Toldt gerade an dieser Stelle, wo er mir beistimmt, meinen Namen nicht nennt, so erkläre ich ausdrücklich, dass er in diesem Hauptpunkte meine Ansicht acceptirt.

Das Foramen hepatoentericum hatte ich als eine sekundäre Unterbrechung des Lig. hepatoentericum aufgefasst und mit Defektbildungen desselben Bandes und des dorsalen Gekröses in Parallele gesetzt.

Das Foramen Winslowii hingegen habe ich als eine ursprünglich im Lumen der Bursa hepatoenterica bestehende Kommunikationsöffnung dargethan, welche erst nach ausgedehntem Schwunde des Lig. hepatoentericum distal vom Ductus choledochus zur Oberfläche gelangt und nun an Stelle des For. hepatoentericum die Kommunikation der Bursa mit dem übrigen Cölom vermittelt. Nur die proximale Begrenzung haben beide Öffnungen gemeinsam. Die distale Begrenzung des For. hepatoentericum ist bei den meisten niederen Säugethieren noch sehr deutlich als Lig. hepatoduodenale

inferius erhalten, so dass hier leicht der Unterschied beider Öffnungen demonstrirt werden kann.

Es giebt also ein For. hepatoentericum der Säugethiere neben einem For. Winslowii der Säugethiere. Diesen Unterschied glaubte ich hinlänglich betont zu haben. Nur das Foramen hepatoentericum darf mit den eben erwähnten Defekten in Parallele gesetzt werden, nicht aber das Foramen Winslowii. Da hierin meine ganze Beweisführung gipfelte, so kann ich, was das For. Winslowii anbetrifft, den folgenden Sätzen Toldt's ganz beistimmen:

»Keineswegs aber darf mit diesen Defekten, wie Klaatsch will, das For. Winslowii und das For. hepatoentericum der Säugethiere in eine und dieselbe Kategorie gesetzt werden«. Dass ich dies bezüglich des For. Winslowii gewollt hätte, ist eine willkürliche Veränderung meiner ganz ausdrücklich klargelegten Resultate, dass es aber bezüglich des Foramen hepatoentericum anzunehmen ist, muss ich nach wie vor aufrecht erhalten. Wenn ich in diesem Punkt Unrecht habe, so muss der Nachweis erbracht werden, dass das Foramen hepatoentericum der Amphibien eine präexistente Bildung ist.

Mit positiven Gründen tritt Toldt hierfür keineswegs ein. Er hält nur die bisher vorliegenden Untersuchungen nicht für ausreichend. Dass bezüglich der Geschichte der Mesenterien bei Amphibien ontogenetisch noch viel zu thun bleibt, darin stimme ich Toldt vollkommen bei. Ich habe selbst dies empfunden und gedenke später darauf zurückzukommen. In meiner Arbeit aber galt es zunächst den Thatbestand zu sichten und den erwachsenen Zustand aufzuklären (s. unten im II. Theil).

Meine Untersuchungen an den erwachsenen Thieren zeigten mir eine kontinuirliche Mesenterialplatte zwischen Leber und Darm bei vielen Amphibien. Ich nannte sie Lig. hepatoentericum, ohne über seine Herkunft irgend eine Meinung zu äußern. Mit dem Leber-Hohlvenengekröse steht das Band allerdings durch Vermittlung der Leber und Hohlvene in lokaler Beziehung, dass aber beide Bildungen identisch seien, dass etwa das Lig. hepatoentericum vom Hohlvenengekröse aus gebildet wäre, habe ich niemals behauptet und es ist mir unverständlich, wie Toldt dazu kommt, mir solche Meinungen unterzuschieben; ich sehe nicht ein, warum er gegen Dinge polemisirt, die sich in meiner Arbeit nicht finden.

An diesem Lig. hepatoentericum nun, das ich als eine gegebene Bildung hinnahm, fand ich verschiedene Defektbildungen, aber keine Stelle, an welcher eine Öffnung als eine fundamentale Sache anzu-

nehmen gewesen wäre. Die Art und Weise, wie distal vom Ductus choledochus eine meist ganz scharf umgrenzte Öffnung auftritt, stimmt so mit den anderen Defektbildungen überein, dass ich keine wesentliche Verschiedenheit derselben von einander anzunehmen veranlasst war. Da ich nun vollends bei Formen, welche im erwachsenen Zustande das For. hepatoentericum fast stets haben (Bufo), es in jüngeren Stadien vermisste, so drängte mich nichts zur Annahme, der Gegend distal vom Ductus choledochus eine wesentlich andere Bedeutung als der proximal davon zuzuerkennen. Dass bei Formen wie Rana »in frühen Entwicklungsstufen eine solche Öffnung gesetzmäßig« nicht vorhanden ist, habe ich ja gezeigt. Da Toldt an der großen Variabilität des Foramens bei Anuren Anstoß nimmt, so würde auch die Untersuchung noch früherer Stadien zu keinem sicheren Ergebnis in seinem Sinne führen. Viel naheliegender wäre es gewesen, mich auf die Urodelen zu verweisen und bei diesen den Nachweis zu verlangen, dass sie auch in Jugendzuständen kein For. hepatoentericum besitzen. Um einem solchen Einwand gerecht zu werden, habe ich Larven von Tritonen und Salamandra maculosa daraufhin untersucht. Das Resultat stimmte mit dem beim erwachsenen überein. Es fand sich kein Foramen. Ich werde jedoch die Untersuchung auf noch jüngere Thiere ausdehnen.

Bei Amphibien hat Toldt keine Beobachtung gemacht, die gegen meine Ansicht verwendbar wäre, wohl aber scheint ihm dies bei Reptilien gelungen zu sein.

»Die Befunde bei Lacerta und Varanus scheinen hingegen allerdings für die Präexistenz eines Foramen hepatoentericum zu sprechen« (pag. 79).

Gerade Lacerta hatte ich ganz genau besprochen (Varanus, dessen Verhältnisse mir wohlbekannt waren, hatte ich nur gelegentlich erwähnt) und hatte gezeigt, dass die Mesenterialverhältnisse dieser Form in allen Punkten sich von denen der Hatteria ableiten lassen.

Sowohl der Befund als solcher — die rudimentäre Plica hepatoduodenalis inf., die reducirte Milz von Lacerta u. a. —, als auch die Stellung der Formen zu einander (dass Hatteria eine primitivere Form ist als Lacerta, wird wohl Niemand bestreiten) sprechen dafür, dass die außerordentliche Einfachheit des Lacertabefundes, auf welche sich Toldt bezieht, eine ganz sekundäre Erscheinung ist. Pag. 436 schrieb ich darüber:

»Würde Jemand diese Form zum Ausgangspunkt seiner Untersuchungen wählen, ohne Kenntnis der komplicirteren Befunde bei

anderen Reptilien und den Amphibien, so würde er bei der Ableitung der Befunde der höheren Wirbelthiere speciell der Säugethiere von dem der Lacertiden, in dem Maße Irrthümer begehen müssen, als er die Bedeutung des Lacertabefundes selbst verkannt hat.« Dies kann ich jetzt Toldt entgegenhalten, wenn er den Reptilienzustand gegen mich ins Feld führt.

Nach Allem sehe ich keinen Grund, meine früheren Anschauungen über das For. hepatoentericum zu modificiren.

Eine ganz andere Frage ist die nach der Embryonalentwicklung des For. Winslowii beim Menschen. Diese hat Toldt jetzt genauer untersucht und damit eine sehr wesentliche Lücke seiner früheren Untersuchungen zum Theil ausgefüllt.

Das Resultat seiner Forschungen ist (pag. 83):

»Aus alledem geht unzweifelhaft hervor, dass die Kommunikationsöffnung, mittels welcher der Netzbeutelraum bei menschlichen Embryonen bis gegen die Mitte der Fötalperiode in den Bauchraum ausmündet, nicht dem Winslowi'schen Loch des Erwachsenen gleichkommt, sondern eine Durchgangsstufe zur Bildung desselben darstellt; und es ist sehr bezeichnend, dass sich bei allen Säugethieren, bei welchen es nicht zur Festheftung des Duodenum an die dorsale Rumpfwand kommt, die Ausmündung des Netzbeutelraumes in den Bauchraum sich bleibend unter derselben Form eines Foramen hepatoentericum erhält, unter welcher sie sich in der Ontogenese des Menschen vorübergehend darstellt.«

Toldt gelangt also zu dem Resultate, dass der menschliche Embryo ein Säugethierstadium durchläuft.

Er wendet damit dieselbe Methode der Vergleichung zwischen der Ontogenese des Menschen und erwachsenen Säugethierbefunden an, die er bei mir so heftig angreift, ja noch mehr, er gelangt auf dem Wege, dessen Verfehltheit er zu zeigen sucht, zu neuen und werthvollen Resultaten. Eine schönere Bestätigung meiner Methode kann wohl nicht gedacht werden, als dass der heftige Gegner derselben, ohne es zu wollen, ja wie scheint, ohne es zu bemerken, sich ihrer mit Erfolg bedient!

Zugleich zeigt dies Ergebnis Toldt's, welchen Nutzen ihm meine Untersuchungen erwiesen haben. In seinen früheren Mittheilungen findet man nur sehr wenig über das For. Winslowii; jetzt, wo durch meine Forschungen bestimmte Gesichtspunkte in die Beurtheilung der Ontogenese gebracht worden sind, gelingt es Toldt ohne Weiteres, eine vortreffliche Darstellung der speciellen embryo-

nalen Dinge zu geben und meine Untersuchungen in diesem Punkte zu vervollständigen. Mir selbst verbot der Mangel an geeignetem Material, näher darauf einzugehen.

Der Säugethierzustand, auf welchen Toldt den menschlichen embryonalen Befund bezieht, ergiebt sich aus seinem Hinweis auf die distale Begrenzung des Foramen Winslowii durch eine Gefäßfalte, meine Plica arteriae coeliacae. Dieser Zustand, der erst durch meine Untersuchungen als ein allgemeiner bei Mammaliern dargethan wurde, zeigt bezüglich der Umgrenzung des For. Winslowii Verschiedenheiten von dem des erwachsenen Menschen, deren allmähliche Entfaltung in der Prosimier-Primatenreihe ich nachgewiesen habe. Ich hätte vielleicht nach diesen Verschiedenheiten ein primäres und sekundäres Foramen Winslowii unterscheiden können, je nachdem die Plica art. coeliacae die distale Grenze bildet oder nicht; um jedoch die Sache nicht zu kompliciren, unterließ ich es. Das betreffende Loch bei Säugethieren als For. hepatoentericum zu bezeichnen, dazu liegt nach meinen ganz konsequent gebrauchten Bezeichnungen kein Grund vor. Indem Toldt bei Säugethieren das, was ich For. Winslowii genannt habe, als For. hepatoentericum bezeichnet, weicht er willkürlich von meiner Nomenklatur ab und ich habe schon oben gezeigt, wie verhängnisvoll diese Abweichung für ihn wurde.

Toldt benutzt seine embryologischen Befunde, um zu zeigen, wie unrichtig meine Annahme sei, einem Lig. hepatocavoduodenale beim Menschen eine Rolle bei der Ausbildung des Situs zuzuschreiben.

Dieses von mir neu in die Nomenklatur eingeführte Band ist ihm ein großer Stein des Anstoßes und er kommt an verschiedenen Stellen seiner Arbeit auf dasselbe zu sprechen. Ich hatte am Lig. hepatoentericum nach Auftreten des For. hepatoentericum zwei Abschnitte unterschieden, einen proximalen, das Lig. hepatogastroduodenale und einen distalen, das Lig. hepatocavoduodenale. Dieses verbindet sich zum Theil mit der rechten Platte des Mesoduodenum (dass auch das Lig. hepatogastroduodenale eine ähnliche Verbindung eingehen kann, habe ich gelegentlich des Situs von Choloepus erwähnt).

Ich wies das Lig. hepatocovoduodenale als eine bei allen Amphibien, Reptilien und Säugethieren bestehende Bildung nach. Ursprünglich einen Theil der Bursa von rechts her begrenzend, erleidet das Lig. hepatocavoduodenale Reduktionen und es bleibt von ihm hauptsächlich derjenige Theil erhalten, welcher die Umbiegungsstelle

des Duodenum an die dorsale Rumpfwand der Gegend der Vena cava entsprechend fixirt. Diese bei allen niederen Säugethieren mit einem scharfen freien Rande auslaufende Platte kann man an jedem frischen Objekt ohne Weiteres erkennen. Auch bei den Affen ist es leicht zu sehen, und um dies zu illustriren, habe ich den Situs eines Hapale rosalia, von der rechten Seite her gesehen, auf Fig. 1 dargestellt.

In gleicher Weise tritt es auch beim menschlichen Embryo auf, und eine Vergleichung der Fig. 3 mit der Fig. 1 wird ohne Weiteres die typische Übereinstimmung des menschlichen Embryo mit den Arctopitheken zeigen. Natürlich ist das Lig. cavoduodenale weniger voluminös und etwas kürzer als beim erwachsenen Thier.

Wenn ich mit solcher Ausführlichkeit auf diese Dinge nochmals eingehe, so geschieht es nur, weil Toldt behauptet, ich hätte das Lig. cavoduodenale beim Menschen nicht nachgewiesen. Er sagt: »Ich muss daher in so lange, als Klaatsch eine solche Beschreibung nicht gegeben haben wird, annehmen, dass er, eben so wenig wie andere Anatomen und wie ich selbst, weder bei jüngeren noch bei älteren menschlichen Embryonen ein wirkliches Lig. hepatocavoduodenale nachgewiesen hat.«

Dass der Mensch sich in diesem Punkte primitiver verhalten sollte als Echidna, scheint mir allerdings nicht erwartet werden zu dürfen, dass er aber vollständig übereinstimmt mit den Affen, lässt sich leicht zeigen und ist auch von mir bereits ganz ausdrücklich in meiner Arbeit dargethan worden.

Gelegentlich der Beschreibung des 5 cm langen Embryo betone ich bezüglich des Duodenum: »Am meisten erinnern diese Theile an die Verhältnisse bei Arctopitheken. Von der Umbiegungsstelle des Duodenum erstreckt sich das distale Ende des Lig. hepatocavoduodenale in derselben Weise wie bei allen Säugethieren abwärts mit ventralem freien Rande und läuft in die rechte Fossa iliaca aus.«

Wenn ich beim Menschen diese Dinge nicht noch ausführlicher behandelt habe, so liegt dies daran, dass eben die Verhältnisse mit denen der Affen übereinstimmen. Hätte ich in diesem Punkte eine fundamentale Verschiedenheit des Menschen von den Affen gefunden, so würde mir eine sehr bedeutende Schwierigkeit erwachsen sein. Diese muss auch für Toldt bestehen, indem er nur für den Menschen das Lig. cavoduodenale leugnet. Hat er es doch bei Hatteria und bei niederen Säugethieren angetroffen. Gelegentlich des Recessus duodenojejunalis theilt er zahlreiche eigene Beobachtungen

mit, welche für Hatteria und für viele niedere Säugethiere meine Wahrnehmungen über das Lig. cavoduodenale vollkommen bestätigen. Wenn er dasselbe zu einer seiner »Haftfalten« zu degradiren sucht, so wird doch am Thatsachenbestand dadurch nichts geändert. Hätte Toldt die Affen genauer untersucht, so würde er auch hier an leidlich gut konservirtem Material von der Richtigkeit meiner Angaben sich haben überzeugen können. Nun soll eine Bildung, die den Affen, die allen Säugethieren und den Amphibien und Reptilien zukommt, dem Menschen allein fehlen? Wer das behauptet, darf sich nicht mit dem Satze begnügen, ein Lig. cavoduodenale könne beim Menschen nicht bestehen. Mit der negativen Ansicht für den Menschen ist eine neue Frage aufgeworfen und es bedarf der Prüfung, wie eine solche fundamentale Abweichung des Menschen von den ihm am nächsten stehenden Säugethieren zu erklären sei.

Toldt ist sich dieser Schwierigkeit überhaupt nicht bewusst geworden, liegt doch die Anknüpfung des menschlichen Zustandes an den der Säugethiere seinem Interesse fern. So hat er denn auch meine Darstellung der Veränderungen des Lig. hepatocavoduodenale in der Prosimier-Primatenreihe gänzlich falsch ausgelegt. Hätte er die betreffenden Befunde angegriffen, so wäre der Boden für eine erfolgreiche Diskussion gegeben. Wenn er mir aber vorwirft (pag. 66), dass ich »wiederholt Theile von Darmgekrösen mit Bauchfellfalten der verschiedensten Art durch einander werfe und Dinge in Zusammenhang bringe, welche gar nichts mit einander zu thun haben«, und wenn er dies durch meine Darstellung der Modifikationen des Lig. cavoduodenale zu illustriren sucht, so kann ich kaum glauben, dass er meine Darstellung des Situs der Säugethiere speciell der Prosimier und Affen einer hinreichend genauen Beachtung gewürdigt hat. Hier habe ich in kontinuirlicher Folge die erwachsenen Zustände an einander gereiht und gezeigt, dass der Dickdarm immer neue Haftpunkte erwirbt. Indem auch die Mesenterialbildungen im Bereich des Duodenum in diesem Sinne ausgenutzt werden, wird die »geradezu erstaunliche Verwerthung des Lig. cavoduodenale« leicht verständlich.

Ich habe diese Veränderungen genau von demselben Standpunkt aus beleuchtet, auf den Toldt sich neuerdings stellt. Er sagt: »Ich glaube nicht zu weit zu gehen, wenn ich die verhältnismäßig große Ausdehnung, welche die Fixirung von Darm- und Gekröstheilen in der oberen Bauchgegend bei den menschenähnlichen Affen und am allermeisten beim Menschen erlangt, in causalen Zusammenhang

bringe mit der aufrechten Körperhaltung, in so fern sie sich bei dieser für die dauernde Sicherung der Funktionsfähigkeit des Darmkanals als zweckdienlich erweist« (pag. 71).

Dieser Gesichtspunkt hat mich bei meinen Untersuchungen über die Affen geleitet, und auf pag. 674 habe ich ausdrücklich erklärt: »Gerade die Formen, bei denen der aufrechte Gang sich anbahnt, sind es, bei welchen immer neue Anschlüsse des Colons an andere Theile gewonnen werden. —«

Wie Toldt's eigene Beobachtungen lehren, wird beim menschlichen Embryo relativ früh ein Zustand erreicht, welcher dem erwachsenen Verhalten der niederen Säugethiere gleicht. Für die Frage nach der Entstehung des Lig. cavoduodenale können daher beide kein Material liefern. Dass in diesen späten embryonalen Stadien des Menschen sich noch Beziehungen des Duodenum zum »Hohlvenengekröse« ausbilden sollten, ist eine Erwartung, die mir gänzlich fern liegt. Habe ich doch schon den 3 cm langen Embryo mit dem erwachsenen Carnivorenzustand parallelisirt. Auch hier wieder wird Toldt von der falschen Ansicht geleitet, als halte ich das Lig. cavoduodenale für einen Theil des Hohlvenengekröses. Jene von der Hohlvene frei in die Bauchhöhle auslaufende Falte, welche Toldt auf seinen Querschnitten des neunwöchentlichen Embryo als Hohlvenengekröse bezeichnet (Fig. 3), ist nach meiner Deutung ein Theil des Lig. hepatoentericum. Wollte Toldt über diese ersten Zustände Neues beibringen und meinen Anschauungen erfolgreich entgegentreten, so musste er entweder viel frühere menschliche Stadien, oder, was mehr Erfolg verspricht, frühe Embryonalstadien niederer Säugethiere als Objekt wählen. Dasselbe gilt auch für die ersten Zustände des For. hepatoentericum. Ob ein Verschluss desselben bei Säugethierembryonen sich wird nachweisen lassen, ist fraglich, aber nach Martin's Mittheilungen über die Wiederkäuer (vgl. meine Arbeit, pag. 658) denkbar. Ein negatives Resultat würde nichts für Toldt und nichts gegen mich beweisen, denn dass in Reduktion begriffene Mesenterialstrecken embryonal gar nicht mehr angelegt zu werden brauchen, hat auch Toldt eingesehen, wie seine im Anschluss zu Goette gemachten Bemerkungen (pag. 79) über Petromyzon beweisen. —

Recessus duodenojejunalis (pag. 83).

Die weite Bucht, welche im ursprünglichen Zustande (bei Hatteria und niederen Säugethieren) zwischen Lig. cavoduodenale und dem dorsalen Mesenterium des Enddarmes besteht und nach der distalen Seite sich öffnet, habe ich als Recessus rectoduodenalis bezeichnet. Es schien mir nun von Bedeutung, dass diese Einziehung auch noch in komplicirteren Zuständen des Situs erhalten bleiben kann und dass auch beim Menschen Reste einer solchen sich nachweisen lassen.

Ich zeigte auch die Bedingungen, von denen die Persistenz dieses Recessus abhängt: er bleibt in größerer Ausdehnung erhalten, wenn das Lig. cavoduodenale seine ursprüngliche Beschaffenheit beibehält; wo dieses Band hingegen mit der linken Platte des Mesocolorectum Beziehungen gewinnt, wo es somit zur Bildung eines Lig. rectoduodenale kommt, schwindet dieser Recessus. Hieraus erklärt sich die große Variabilität dieser Bildung und es wäre kein Wunder, wenn der Mensch keine Spur desselben mehr erkennen ließe. Ist doch bei ihm ein Lig. rectoduodenale sehr wohl ausgeprägt. Den negativen Befunden, wie ich sie bei Carnivoren, Nagern u. a. gezeigt habe, kommt somit keine Bedeutung gegen die Auffassung des Recessus zu, die positiven aber verdienen Beachtung, weil sie die betreffende Grube als etwas Besonderes den zahlreichen anderen morphologisch höchst unwesentlichen Recessusbildungen gegenüber darthun.

Toldt hat sich nun bemüht, darzuthun, dass der Recessus duodenojejunalis des Menschen nicht dem Recessus rectoduodenalis entspricht.

Er hat desshalb zunächst meine Angaben über den Recessus rectoduodenalis einer genauen Nachprüfung unterzogen und hat dabei in höchst willkommener Weise meine Wahrnehmungen als durchaus richtig bestätigt. Er fand den Recessus rectoduodenalis genau in derselben Weise wie ich bei Hatteria, er fand ihn bei Stenops, beim Orang, ja auch beim Menschen, »mehrmals sowohl bei Kindern als wie bei erwachsenen Menschen«. Eine bessere Bestätigung meiner Ansichten lässt sich also gar nicht denken. Wenn er bei Echidna hystrix das Lig. cavoduodenale nicht genau so fand, wie ich bei Echidna setosa, so ist das ein unwesentlicher Punkt. Negative Befunde in dieser Richtung sind stets mit großer Vorsicht aufzunehmen, wenn über den Erhaltungszustand der Exemplare nichts vermerkt ist.

Auch dass er bei Hapale keine Gruben in der kritischen Gegend fand, hat wenig Gewicht, da ich bei dieser Gattung meinen Recessus sehr wohl entwickelt sehe.

Von Hapale rosalia bilde ich auf Fig. 2 die betreffende Gegend ab, um über die Lage des Recessus genau an der Umbiegungsstelle des Duodenum ins Jejunum keinen Zweifel zu lassen. Im vorliegenden Falle besaß der Recessus eine Tiefe von mehr als 1 cm.

Warum nun tritt mir Toldt in diesem Punkte entgegen? Weil das, was er nach dem Vorgang von Huschke und Treitz beim Menschen Recessus duodenojejunalis nennt, nicht mit dem Recessus rectoduodenalis identisch sein soll. Dass ich mit Recessus duodenojejunalis jene Grube meinte, welche zwischen der Art. mesent. sup. und dem Duodenum liegt, kann Toldt nicht entgangen sein. Dass ich seinen Recessus duodenojejunalis im Auge gehabt hätte, ist ein unberechtigter Schluss. Eine Grube, welche gar nicht am Übergange des Duodenum ins Jejunum, sondern an der linken Seite der Flexura duodenojejunalis gegen das Colon descendens zu liegt, würde ich auch heute nicht als Recessus duodenojejunalis bezeichnen. Die mir sehr wohl bekannte mannigfache Grubenbildung zwischen Duodenum und Colon descendens hängt mit der variablen Gestaltung meines Lig. rectoduodenale zusammen und beansprucht kein allgemeineres Interesse. Sie ist schon bei Affen vorhanden, wofür ein Hinweis auf die Abbildung von Hapale genügen mag.

Die Hauptsache ist, dass das, was ich beim Menschen nach wie vor als Recessus duodenojejunalis zu nennen vorschlage, in allen seinen Beziehungen in der That dem Recessus rectoduodenalis entspricht und dass in diesem Punkte Toldt nicht nur nichts gegen meine Anschauungen vorgebracht, sondern dieselben aufs beste bestätigt hat.

Zur Vergleichung des menschlichen Zustandes mit dem der Affen habe ich auf Fig. 4 eine Ansicht des Darmkanals vom 9 cm langen menschlichen Embryo gegeben. Beim vorliegenden Objekte war der Recessus an der typischen Stelle durch eine sehr deutliche Einziehung markirt, ohne dass ein tiefer Gang wie bei Hapale vorhanden wäre. Letztere Bildung ist höchst inkonstant, erstere aber, die zwischen Duodenum und Art. mes. sup. gelegene Grube, kann man bei allen menschlichen Embryonen nachweisen. Im Interesse der Klarheit halte ich es für geboten, den Namen Rec. duodenojejunalis

auf diejenige Bildung zu beschränken, die ihrer Lage nach (an der Flexura duodenojejunalis) allein diesen Namen verdient und ihn nicht mehr anzuwenden auf Gruben, die in beträchtlicher Entfernung vom Duodenum, etwa im Bereich der Vena mesent. inferior sich finden.

II. Allgemeines.

Wenn auch die im vorigen Abschnitte besprochenen »speciellen« Punkte sich nicht scharf von den »allgemeinen« trennen lassen, so kann man doch von den letzteren einige einer besonderen Betrachtung unterwerfen. Die Auffassung der Mesenterien und ihrer Veränderungen stellen einen Differenzpunkt zwischen Toldt und meinen Anschauungen dar. Sodann ist mir Toldt entgegengetreten bezüglich der Auswahl der Thierformen, welche ich bei meiner Ableitung des Säugethierbefundes von niederen traf. Ferner hätte ich nach seiner Ansicht nicht die erwachsenen Formen, sondern die Ontogenese derselben zur Vergleichung heranziehen und die direkte mechanische Einwirkung der Theile auf einander beim Entwicklungsgang als »maßgebenden Gesichtspunkt« nehmen sollen. »Wir können unsere Aufgabe nicht darin erblicken, die Anatomie des Menschen mit allen ihren Einzelheiten gewaltsam in den Rahmen von Amphibienzuständen hineinzupressen. Wir dürfen vielmehr nicht davon abgehen, zu allererst die anatomischen Thatsachen sprechen zu lassen und ihre ontogenetische und funktionelle Bedeutung zu würdigen« (pag. 87).

Seine Anschauungen über die Klassifikation der Mesenterialbildungen hat Toldt neuerdings übersichtlich zusammengestellt. Die eigentlichen »Gekröse« sind nach seiner Ansicht durch den Besitz der »Membrana propria« ausgezeichnet. Davon scheidet er scharf Faltenbildungen des Bauchfells. Diese lassen sich in zwei Gruppen bringen. Die eine derselben wird gebildet von Toldt's »freien Bauchfellfalten«. Sie besitzen »die gemeinsame Eigenschaft, dass sie, abgesehen von dem die beiden Bauchfellblätter verbindenden subserösen Bindegewebe, keinen Inhalt besitzen«. »Den freien Bauchfellfalten steht eine Gruppe anderer gegenüber, welche durch das Vortreten von Blutgefäßen oder deren Resten an der Bauchwand gebildet werden und die man unter der gemeinsamen Bezeichnung Gefäßfalten des Bauchfells zusammenfassen kann.«

Diese scharfe Sonderung dürfte nur schwer durchzuführen sein. Dass das Lig. suspensorium hepatis ein Theil des ventralen Darm-

gekröses ist, wird Niemand bestreiten. Nach seinem Verhalten beim Menschen müsste es nach Toldt's Eintheilung zu einer »Gefäßfalte« reducirt werden. Eine solche Konsequenz liegt Toldt nicht fern, da er ja ganz unzweideutig das Omentum minus zu den Gefäßfalten rechnet (pag. 68). Wo nun Gefäße in solchen Falten verlaufen, da ist sicherlich auch Bindegewebe vorhanden, mithin eine Membrana propria im Sinne Toldt's. Damit wird der Inhalt der Mesenterialbildungen als Kriterium für ihre Eintheilung hinfällig; müsste doch bei den »freien Bauchfellfalten« jedes Mal der exakte Nachweis geliefert werden, dass sie wirklich außer dem subserösen Bindegewebe »keinen Inhalt« besitzen. Dies führt zu ganz minutiösen Unterscheidungen und würde die praktische Durchführung der Toldt'schen Eintheilung unmöglich machen. In der Natur der Sache liegt jedoch gar kein Grund zu einer solchen peinlich scharfen Sonderung vor. Wenn man bedenkt, welche tiefgreifende Umgestaltungen die Mesenterien bei Fischen erfahren, so wird man zu großer Vorsicht gemahnt. Bei Teleostiern dürfte die Toldt'sche Eintheilung jeglichen Dienst versagen und die ausgedehnte Rückbildung des dorsalen Mesenteriums sowohl bei Teleostiern als auch bei Ganoiden, Selachiern und Cyclostomen klärt die Anschauung über die allzugroße Werthschätzung der Membrana propria. Bei den höheren Wirbelthieren habe ich dieselbe principell zugestanden und habe ausdrücklich bezüglich der Persistenz derselben bei Modifikationen des Mesenterium (pag. 391) Toldt Recht gegeben, so dass ich keinen Grund habe, mich hierüber noch einmal zu äußern.

Dass jedoch der Begriff des »Mesenteriums« im alten Sinne nicht aufgegeben werden kann, dass es ja gerade die Membrana propria ist, welche das Peritonealepithel als Duplikatur emporhebt, muss ich nach wie vor festhalten. Giebt man hierin die überkleidenden Flächen als belanglos preis, so sehe ich nicht ein, warum überhaupt noch von Gekrösen gesprochen wird, oder warum diese Bezeichnung auf die serösen Höhlen beschränkt wird.

Ist die Blutgefäße und Nerven führende Bindegewebsmasse die Hauptsache, so kann man ja auch Organen, die nichts mit serösen Höhlen zu thun haben, ein »Gekröse« zuschreiben. Man könnte mit vollem Rechte von einem Gekröse des Kehlkopfes sprechen. Diese Konsequenz hat Toldt in der That bezüglich der freien Bauchfellfalten gezogen, indem er dieselbe vergleicht »mit jenen Schleimhautfältchen, welche an den Lippen und an der Zunge mit dem Namen Frenula bezeichnet werden und nicht minder« »mit jenen Fältchen,

welche die Synovialhaut der Gelenke an vielen Stellen bei ihrem Übertritt auf die Gelenkfläche der Knochen aufwirft«. Auf diesem Wege kann ich Toldt nicht folgen.

Für viel weniger wichtig halte ich die Differenz, welche scheinbar bezüglich der Veränderung der Mesenterien zwischen unseren Anschauungen besteht. Principiell bin ich mit Toldt's Vorstellungen über die Fixirung eines Gekröses an ein anderes oder an die Rumpfwand durchaus einverstanden. Ich habe gelegentlich des Anschlusses des Colon transversum ans Omentum majus dieser meiner Übereinstimmung mit Toldt (pag. 700, 701) Ausdruck gegeben und bin auf die näheren Vorgänge nur desshalb nicht eingegangen, weil ich »die Toldt'schen ausführlichen Angaben und Abbildungen durchaus bestätigen« konnte. Toldt kann sich in meinem »Gedankengang nicht zurecht finden«, dass ich beim Anschluss eines Mesenteriums an ein anderes »das Verstreichen der zwischen beiden befindlichen Cölomnische als das Wesentliche« betrachte. Er sagt (pag. 73), dass er sich »das Verschwinden einer Nische, welche sich zwischen den freien Flächen zweier Gekrösabschnitte befindet, unmöglich als etwas Aktives, als etwas aus sich selbst Geschehendes vorstellen« könne, »sondern nur als die Folge einer gegenseitigen Verbindung jener Gekrösabschnitte, also immer als etwas Sekundäres, mag man über das Zustandekommen dieser Verbindung auch verschiedener Meinung sein«. Das »Wesentliche« als etwas »Aktives« zu betrachten, hat mir gänzlich fern gelegen. Ist doch bei der Umbildung vieler Organe die Reduktion das Wesentliche und doch gewiss nichts »Aktives«. Dass nun bei den Mesenterien der Anschluss stets etwas »Sekundäres«, von anderen Dingen Abhängiges darstellt, habe ich mich ja gerade überall nachzuweisen bemüht. Entgegen der früheren Anschauung, die sich keine Rechenschaft darüber gab, warum beim menschlichen Embryo dieser oder jener Darmtheil sammt seinem Mesenterium an andere Anschlüsse gewinnt, habe ich gezeigt, dass sich bestimmte Ursachen für die Gestaltung des Situs nachweisen lassen, dass theils die Umgestaltungen des Darmkanals selbst, theils die Beziehungen desselben zu Nachbarorganen die Faktoren sind, welche die »Fixirung« der Mesenterien beherrschen.

Welchen Ausdruck man für diese Vorgänge gebraucht, ob »fixiren«, wie ich will, oder »anwachsen«, wie Toldt sagt, ist wenig bedeutungsvoll. Ob der Ausdruck »verstreichen«, den Toldt zu »nebulos« findet, sich einbürgern wird, mag die Zukunft entscheiden. Ich hatte nur gegen die Worte »Verlöthen« und »Verkleben«

Einspruch erhoben, und in diesem Punkte kommt mir Toldt entgegen, indem er den Ausdruck »Anwachsen« neuerdings den beiden anderen vorzieht (pag. 71).

Aus dem Gesagten erhellt wohl zur Genüge, wie wenig berechtigt der Vorwurf ist, dass ich »den Bestand der Falten in der Thierreihe« behandle, »als ob sie selbständige, lebenswichtige Bildungen wären, die in sich selbst die Bedingungen ihres Bestehens und ihrer Weiterverbreitung besitzen« . . . .

Toldt nimmt daran Anstoß, dass ich die Amphibien an die Spitze meiner Untersuchungen gestellt habe. Er sagt, ich sei »der irrigen Ansicht, die anatomischen Verhältnisse des Bauchfells und der Gekröse des Menschen in allen ihren Einzelheiten unmittelbar von dem ausgebildeten Zustand der Amphibien, insbesondere von Siren ableiten zu können«. Ich kenne keine Stelle in meiner Arbeit, wo von einer solchen höchst fehlerhaften Art der Vergleichung die Rede ist. Nicht mit den Amphibien, sondern mit den Säugethieren habe ich den menschlichen Zustand verglichen. Ich hätte meine Untersuchung auch auf die Säugethiere beschränken können, wenn es mir nur auf eine Beleuchtung der menschlichen Ontogenese angekommen wäre. Wenn ich weiter ging, so geschah es, um den Urzustand der Säugethiere, über welchen mich ausgedehnte Untersuchungen belehrt hatten, mit niederen Wirbelthieren in Beziehung zu bringen, nicht mit Amphibien allein, sondern auch mit Reptilien. Von einer direkten Verknüpfung des Menschen mit Amphibien kann also gar nicht die Rede sein, geschweige denn von einer »Ableitung« oder gar einem »Hineinpressen«. Die Amphibien lieferten nur einen Theil des Materials, dem die anderen, wie Hatteria, Chelonier etc. vollständig gleichberechtigt zur Seite stehen. Erst das Gesammtergebnis aus jeder dieser Gruppen wurde als Vergleichungsobjekt mit anderen Gruppen verwerthet. Wenn hierbei die Beziehungen der Säugethiere zu den Amphibien sich näher erwiesen als zu den Reptilien, so steht dies Resultat bezüglich des Darmes in vollem Einklang mit den Ergebnissen, die an anderen Organsystemen gewonnen werden. Dass die jetzt lebenden Amphibien nur einen armseligen Rest darstellen von einer reichen Vorfahrenwelt, weiß ich wohl und darum habe ich auch die Vergleichung stets so gehandhabt, dass ich aus den Befunden bei den recenten Reptilien und Amphibien den Ausgangszustand kombinirte, wenn ich ihn mit Säugethieren verglich. Ich

habe von Bahnen gesprochen, in welchen die einzelnen Gruppen sich bewegen und von Beziehungen der Gruppen zu einander, aber niemals habe ich menschliche Einrichtungen »unmittelbar« von Amphibien abgeleitet.

In der Auswahl des Materials an niederen Wirbelthieren habe ich für Toldt nicht das Rechte getroffen. Er will zwar nicht mit mir darüber »rechten«, aber es ist für ihn »nicht recht ersichtlich, wesshalb« ich »nicht lieber auf die Selachier oder auf den Amphioxus zurückgegriffen« habe.

Ich muss annehmen, dass Toldt die betreffenden Verhältnisse bei diesen Formen nicht kennt; andernfalls würde er die in meiner Einleitung gegebene Begründung, wesshalb ich die Fische bei Seite ließ, als vollkommen berechtigt anerkannt haben.

Dieser Punkt erscheint ihm unwesentlich »gegenüber dem Hauptfehler, welchen« ich »begangen« habe, »indem« ich »die Ontogenese bei den Amphibien ganz außer Beachtung ließ«.

Wenn ich auf die Ontogenese der Mesenterialbildungen nicht einging, so geschah dies, weil zuerst einmal der Boden geschaffen werden musste, auf welchem solche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen mit Erfolg betrieben werden können. So lange der Endpunkt der Ontogenese nicht genau erkannt ist, schweben alle ontogenetischen Untersuchungen in der Luft. Für die Vergleichung mit den anderen Wirbelthieren lieferten die erwachsenen Zustände der Amphibien festen Boden und diese Vergleichung musste zuerst durchgeführt werden, schon um auch für die Amphibien diejenigen Punkte zu präcisiren, auf welche hin bestimmte Fragestellungen an die Ontogenese vorgenommen werden können. Da eine Untersuchung ohne Fragestellung keine wissenschaftliche Arbeit und da die anatomischen Thatsachen nicht »sprechen«, wenn man nicht mit einer Fragestellung an sie herantritt, so musste zunächst die Untersuchung in der Form, wie ich sie vorgelegt habe, durchgeführt werden. Nachdem dies geschehen, ist der Boden geebnet für ausgedehnte und sicher erfolgreiche embryologische Untersuchungen über die Mesenterialverhältnisse bei niederen Wirbelthieren. Jetzt werden auch die Selachier zu ihrem Rechte kommen können. Ich bin mir wohl bewusst, dass entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Amphibien den nächsten Schritt darstellen, der auf dem weiteren Wege der Forschung zu thun ist. Von ihnen wird Aufklärung über das Wesen des Lig. hepatoentericum kommen, über dessen Bedeutung ich meine Meinung

wohlbewusst zurückgehalten habe. Zu diesen Fragen hoffe ich demnächst neue Beiträge liefern zu können.

Die Bedeutung ontogenetischer Forschung zu verkennen, liegt mir somit gänzlich fern. Nicht diese als solche war es, welche ich in meiner Arbeit angriff, sondern die Art und Weise der Auffassung ontogenetischer Vorgänge, wie ich sie bezüglich des Situs bei Toldt, Treitz u. A. fand.

Auch neuerdings verlangt Toldt, dass man die direkte mechanische Einwirkung der Theile auf einander während der Ontogenese als Gesichtspunkt nehmen soll. Darin liegt eine so fundamentale Differenz zwischen Toldt's Anschauungen und den meinigen, dass ein Ausgleich schwerlich herzustellen ist.

Meine Untersuchungen hatten mir gezeigt, dass beim menschlichen Embryo frühzeitig ein Zustand erreicht wird, welcher dem erwachsenen bei niederen Säugethieren gleicht. Alle weiteren Veränderungen zeigten eine so vollständige Parallele mit den erwachsenen Zuständen der Prosimier und Primaten, dass ich sie als eine Rekapitulation von Vorfahrenzuständen betrachtete. Dass hierbei Abkürzungen in Form cänogenetischer Vorgänge sich finden, konnte am Wesentlichen nichts ändern. Eine solche Betrachtungsweise hält nun Toldt für den versteckten Ausdruck einer Unsicherheit: »Klaatsch muss das Missliche seiner Suppositionen und Deduktionen wohl selbst empfunden haben; denn er sucht dieselben an einer anderen Stelle durch den ‚Gesichtspunkt' zu rechtfertigen, ‚dass die bei erwachsenen Formen erworbenen Veränderungen bereits so eingebürgert sind, dass sie auf dem Wege der Vererbung sich ausbilden, ohne unmittelbare Wirkung der Dinge, die sie phylogenetisch hervorriefen'« (pag. 68).

Diese Auslegung meiner Resultate hat mich aufs höchste überrascht, da ich gar nichts Derartiges »empfunden« habe; im Gegentheil sind sie der Ausdruck meiner festen Überzeugung und aller Derjenigen, welche die morphologische Forschungsmethode beherrschen. Soll eine andere Meinung zu Recht bestehen, so muss sie auf Argumente sich stützen. Man weise nach, wie es kommt, dass die direkte mechanische Einwirkung der Bauchwand und der Nachbarorgane auf den Darm und seine Gekröse beim Hunde ein anderes Resultat bedingt als beim Menschen. Welche ontogenetisch-mechanischen Faktoren können dafür ins Feld geführt werden, dass beim menschlichen Embryo das Colon transversum sich ans Netz anschließt, während bei einem anderen Säugethier dies nicht der Fall ist?

Was hier auf die Mesenterialverhältnisse Anwendung findet, ist ja nur ein Ausfluss dessen, was für alle Organsysteme Geltung hat. Kann man in der That im Ernst daran denken wollen für die verschiedene ontogenetische Gestaltung des Gehirns beim Menschen und etwa beim Hühnchen direkte mechanische Momente aufbringen zu wollen? Soll etwa die verschiedene Gestaltung der Extremitäten bei einem Affen und einem Hufthier auf solche rein ontogenetische Weise erklärt werden können? Wenn in einem Punkte die mechanische Betrachtungsweise zu vollem Rechte besteht, so ist dies sicher für die Gelenkflächen der Fall. Und dennoch bilden sich dieselben beim Embryo aus, ohne dass die Muskeln in Thätigkeit sind, eben jene Muskeln, die sicher ihre Gestaltung bedingten, jedoch nicht beim Embryo, sondern bei den erwachsenen Formen.

Wer bei allen diesen Dingen der »Vererbung« keinen Spielraum giebt, der beraubt sich selbst des Mittels, um über die Natur der Vorgänge Aufschluss zu erhalten. Erkennt man aber in der Ontogenese die Fertigstellung des erwachsenen Zustandes unter Wiederholung und häufig sehr starker »Cänogenese« der phylogenetischen Processe an, so verliert die Annahme direkt mechanisch wirkender Ursachen den Boden. Es ist daher auffällig, dass Toldt beide Anschauungen zugleich vertritt. . . . .

Wie ich schon im speciellen Theil gezeigt habe, misst Toldt der Erwerbung des aufrechten Ganges beim Menschen eine große Bedeutung für die Gestaltung des Situs bei — ein Gesichtspunkt, der in Toldt's früheren Arbeiten keine Rolle spielte. An einer anderen Stelle spricht er von »erworbenen Lagebeziehungen«, welche doch nur durch die Vererbung fortgeführt werden können. In der Einleitung seiner Schrift sagt er: »Beim Menschen wie bei allen Wirbelthieren gehen die bleibenden anatomischen Verhältnisse des Bauchfells und der Gekröse aus einem Entwicklungsprocess hervor, welcher durch die der Gattung eigenthümliche Ausbildung der verschiedenen Darmabschnitte, durch die während der individuellen Entwicklung wechselnden Beziehungen derselben zur Bauchwand und zu den Nachbarorganen und noch durch eine Reihe anderer Umstände, wie durch den Gang der Gefäßentwicklung, die Ausbildung des Zwerchfells etc. bestimmt und beeinflusst wird.« Wenn Toldt hier die »der Gattung eigenthümliche Ausbildung« des Darmkanals als Moment betrachtet, so gesteht er ja die Macht der Vererbung zu, und nimmt einen außerhalb der embryonalen Entwicklung liegenden Punkt als wesentlich für die in jeder Form sich eigenartig gestaltende

Entfaltung des Situs. Geschieht dies aber für die »verschiedenen Darmabschnitte«, so ist nicht ersichtlich, warum ein Gleiches nicht auch für die »Beziehungen des Darmes zur Bauchwand und zu den Nachbarorganen« gelten soll.

Die »Ausbildung des Zwerchfells« wird erst recht nicht auf rein ontogenetische Vorgänge bezogen werden können. Mit demselben Rechte könnte Jemand versuchen, die Entwicklung der Gehörknöchelchen als einen embryonalen Process abzuthun, ohne zu berücksichtigen, dass derartige für den Säugethiertypus charakteristische Bildungen bei erwachsenen Formen sich anbahnen mussten durch eine allmähliche Umgestaltung der fertigen Theile. Was nun gar den »Gang der Gefäßentwicklung anbetrifft«, so ist es doch leicht ersichtlich, dass dieser durch die Vererbung von erwachsenen Vorfahrenzuständen beherrscht wird. Ich brauche nur auf die Umgestaltungen im Gebiete der Kiemenarterienbögen zu erinnern. Lässt man bei allen diesen embryonalen Vorgängen die Beziehung auf Vorfahrenzustände außer Acht, so degradirt man die Ontogenese zu einem Gebiete, in welchem der Annahme für sich ganz unverständlicher Processe Thür und Thor geöffnet sind. Auf einem solchen Wege »treiben wir unaufhaltsam einer Art von Mysticismus entgegen«, nicht aber auf dem von mir betretenen, welcher in der genauen Erkenntnis erwachsener und direkt an einander schließender Zustände überall einen sicheren Boden besitzt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

Ma Magen,
D Duodenum,
Je Jejunum,
Il Ileum,
C Coecum,
Re Rectum,
Co.a Colon ascendens,
Co.t Colon transversum,
Co.d Colon descendens,
Le Leber,
N Niere,
Nn Nebenniere,
A.m.s Arteria mesenterica superior,
V.m.i Stelle der Vena mesent. inf.,
V.c Vena cava inferior,
L.cd Lig. cavoduodenale,
L.rd Lig. rectoduodenale,
Rec.dj Rec. duodenojejunalis (mihi),
F.W Foramen Winslowii,
Om Omentum,
l Lymphdrüsen.

Fig. 1. Hapale rosalia (erwachsen). Ansicht des Duodenum von der rechten Seite, um das Lig. cavoduodenale zu zeigen. Nat. Gr.

Fig. 2. Hapale rosalia. Ansicht der Flexura duodenojejunalis von der linken Seite. Zwischen Art. mesenterica superior einerseits, deren Stamm von Lymphdrüsen begleitet durch das Peritoneum wahrnehmbar ist, Duodenum und Lig. rectoduodenale andererseits sieht man den Eingang in den ausgezeichnet entwickelten, über 1 cm tiefen Recessus duodenojejunalis. Diese, dem Rec. rectoduodenalis homologe, genau an der Flexura duodenojejunalis gelegene Grube ist nach meinem Vorschlag künftig allein mit dem Namen Recessus duodenojejunalis zu bezeichnen. Jene anderen Grubenbildungen (an dem aufsteigenden Theil des Duodenum im Bereich meines Lig. rectoduodenale, sowie in der Nähe der Vena mesenterica inferior), welche Treitz, Toldt, Broesike und Jonnesco behandelt haben, verdienen nach meiner Ansicht nicht den Namen Recessus duodenojejunalis, da sie nicht an der Flexur liegen. Diese morphologisch unwichtigen Gruben sind schon bei Hapale markirt. Nat. Gr.

Fig. 3. Menschl. Embryo von 9 cm Scheitel-Steißlänge. Ansicht des Duodenum von der rechten Seite, um das Lig. cavoduodenale zu zeigen, von dem Toldt behauptet hatte, dass ich es beim Menschen nicht nachgewiesen hätte. Eine Vergleichung von Fig. 3 mit Fig. 1 zeigt die Übereinstimmung des Menschen mit dem Arctopitheken in allen wesentlichen Punkten. Vergr. 6 : 1.

Fig. 4. Menschl. Embryo von 9 cm Scheitel-Steißlänge. Ansicht der Flexura duodenojejunalis von der linken Seite. Die Vergleichung mit Fig. 2 zeigt die Übereinstimmung des ganzen Verhaltens dieser Gegend bei Mensch und Hapale. Die Stelle meines Recessus duodenojejunalis ist durch eine grubenförmige Einziehung an der kritischen Stelle deutlich markirt. Rechts davon sieht man die Einziehung im Bereich der Vena mesenterica inferior. Vergr. 6 : 1.

Fig. 1

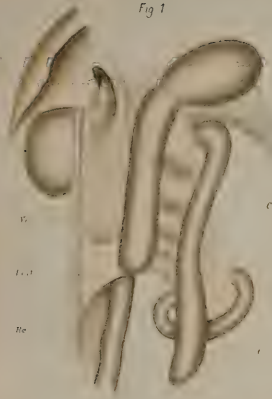


Fig. 2

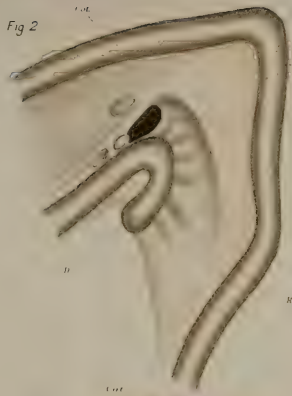
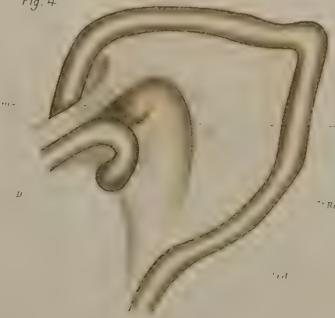


Fig. 3

Fig. 4



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. E. A. Funke in Leipzig

Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere.

Von

N. Goronowitsch.

Nach der Revision der Korrekturbogen meiner am 1. März 1893 der Redaktion des Jahrbuchs zugesendeten Arbeit (1) erschien eine kurze Notiz von Julia Platt »Ectodermic Origin of the Cartilages of the Head« (Anat. Anzeiger. Bd. VIII. April 27. 1893).

Diese Notiz enthält im Allgemeinen eine Bestätigung meiner in der ausführlichen Arbeit (1, pag. 213—216 und 252—254) sowie schon ein Jahr früher anderswo (2 und 3) geäußerten Ansichten über die ektodermale Herkunft von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere. Für so wichtig ich die Notiz von Platt, falls die darin enthaltenen Angaben bei ausführlicher Bearbeitung eine genauere Begründung erhalten werden, betrachten mag, kann ich doch der Verfasserin wegen der eigenthümlichen Behandlung, die sie meiner ein Jahr früher erschienenen Schrift (2) zu Theil werden lässt, einen Vorwurf nicht ersparen. In Folge dieser Behandlungsweise erhält die Notiz von Platt den Anschein viel größerer Originalität, als ihr in Wirklichkeit zugesprochen werden kann.

Über meine ausführliche Mittheilung (2) glaubte Platt nur Folgendes sagen zu müssen: »Goronowitsch notices a similar proliferation of ectoderm in the bird in the region of the nose, mouth, and branchial clefts« (l. c. pag. 508). Dagegen habe ich zu erwiedern, dass ich über mesodermliefernde Ektodermproliferationen in der Region der Riechgruben (2, pag. 457) nur Kastschenko's Beobachtung erwähne, über »Mouth« absolut nichts gesagt habe und dass die von mir besprochenen Proliferationen in der Region der Kiemenspalten (l. c. pag. 458) auch für die von Platt behandelte

Frage von keiner besonderen Bedeutung sind. Es ergiebt sich daraus, dass Platt aus meiner Schrift für ihre Frage nur bedeutungslose Angaben wählte und diese zum Theil falsch wiedergiebt. Die wichtigste Angabe dagegen, welche die Notiz von Platt direkt betrifft, ist nicht erwähnt worden.

Auf pag. 507 beschreibt Platt die sogenannten »Ganglienleisten« (thickned ectoderm bands) im Kopfe von Necturus und sagt, dass ein Theil dieser Leisten Mesodermmaterial liefere, aus welchem die Kiemenbögen-Knorpel sowie einige Abschnitte des Schädels entständen. Ferner steht auf pag. 508: »I would add that (as has been observed in several other Vertebrates) a large part of the sheet of neural cells which lies above and at the side of the first and second primary cerebral vesicles, and which in part forms the Anlage of the Trigeminus group, breaks up in Necturus in to stellate mesoderm.« In meinem Aufsatze (2) ist angegeben, dass die im Kopfe der Knochenfisch- und Vogelembryonen am stärksten entwickelten Leisten in Zwischen- und Mittelhirnregion liegen, und auf pag. 456 steht, dass »die im Kopfe der Vögel am stärksten entwickelten Leisten weder mit der Entwicklung der Nerven noch mit der Entwicklung der Ganglien etwas zu schaffen haben. Sie liefern Mesoderm. In Folge dieses Schlusses wird es klar, warum die am meisten entwickelten Abschnitte der Leisten in der Region des Mittelhirns angelegt werden. Die massive Anlage vom mesodermalen Material erscheint dort, wo künftig der breiteste Abschnitt des Schädels angelegt wird«. Aus diesen Angaben, welche Platt nicht zu erwähnen für gut fand, ist ersichtlich, dass ich ein Jahr früher als diese Forscherin die Möglichkeit ektodermaler Herkunft von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere öffentlich diskutirte (Über A. Sewertzoff's Untersuchungen an Anuren. Vgl. 1, pag. 216). In meiner in russischer Sprache publicirten Notiz (3), welche fast gleichzeitig mit der deutschen Mittheilung erschien, ist auch ausdrücklich gesagt (3, pag. 165): »Aus diesem Resultate wird erklärlich, wesshalb die ‚Ganglienleisten' die stärkste Entwicklung in der Region des Mittelhirns, in der Region also, in welcher später der breiteste Abschnitt des Schädels angelegt wird, zeigen. Das mesodermale Material wird an den Stellen angelegt, wo es am meisten nothwendig ist.« Das Alles veröffentlichte ich, wie gesagt, ein Jahr vor der von Platt abgefassten Notiz. Falls es Platt gelungen ist, die überaus wichtige Frage über die ektodermale Herkunft von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere weiter zu führen und durch direkte

Beobachtung die Natur dieser Anlagen als Knorpelgebilde festzustellen, so wäre das natürlich als ein großer Fortschritt zu betrachten. Dieser Fortschritt berechtigt jedoch die Verfasserin keineswegs, die Angaben der Vorgänger zu ignoriren oder aus denselben eine ihren Zwecken nützliche Auswahl zu machen.

Was nun die Angaben von PLATT betrifft, so seien hier folgende kurz notirt. Obgleich die Verfasserin bemerkt, dass Necturus ein »especially favorable object for the determination of the ectodermic origin of the heard cartilages« ist, muss ich auf Grund eingehender Untersuchungen an Knochenfischen und Vögeln sowie einigen Beobachtungen an Siredon und Rana temporaria behaupten, dass manche Angaben dieser Forscherin der wünschenswerthen Genauigkeit entbehren. Denn es kann gewiss nicht angenommen werden, dass PLATT's Urodel bei eingehender Untersuchung eine bedeutende Abweichung von den Verhältnissen anderer Amphibien zeigen werde! Die Angaben, welche ich als irrthümlich betrachte, sind folgende:

1) PLATT behauptet, eine direkte Umwandlung von Ektodermderivaten in Knorpel gesehen zu haben. Pag. 507 sagt sie Folgendes: »In the neighborhood of the nasal epithelium and posterior to the optic vesicle similar mesodermic proliferations from the ectoderm are found giving rise also in these regions to dense masses of cells with round nuclei — the Anlage of cartilage.« Alle mesodermliefernden Ektodermproliferationen im Kopfe der von mir untersuchten Wirbelthiere sind nicht direkt mit Bildung von Knorpelanlagen in Beziehung zu bringen. Alle diese Proliferationen liefern zusammengesetzte Anlagen (vgl. 1, pag. 251—255), welche später zum Theil in Knorpel übergehen. In Folge dessen kann man zur Zeit nur eine ektodermale Herkunft von skeletoiden Anlagen bindegewebiger Natur anerkennen, nicht aber, wie PLATT will, von einer direkten Anlage von Knorpeln vom Ektoderm aus sprechen. Der wichtige Unterschied zwischen diesen Auffassungen wird einleuchtend, sobald man die ontogenetischen Vorgänge phylogenetisch zu verwerthen sucht.

2) Auf pag. 508 bemerkt PLATT: »In this connection I would call attention to a proliferation of ectoderm cells into the mesoderm noticed by OPPEL in Anguis fragilis, and by myself in Batrachus, and confirmed by the observations of H. B. POLLARD on many forms of Teleosts at the Naples Station. The proliferations to which I refer is immediately back of the eye. It was interpreted by me as indicative of a lost gillcleft, with may still be true, though the

proliferation doubtless has reference to the dense mass of cells which be immediately below it, and which constitute what Stöhr calls den Boden, in welchem sich der Processus pterygopalatinus entwickelt.« Die von Platt angeführte und als »imaginäre Kiemenspalte« gestempelte (4) Ektodermverdickung hinter der Augenblase kenne ich genau. Sie hat aber nichts mit dem Boden, in welchem sich der Processus pterygopalatinus entwickelt, zu schaffen. Diese Ektodermverdickung ist die Froriep'sche Anlage im Gebiete des Nervus trigeminus. Sie erscheint in frühen Stadien vom Nervenstamme abgetrennt und ist durchaus nicht auf skeletoide Anlagen zurückzuführen. Die Froriep'schen Anlagen, welche wir von den nicht existirenden »branchial sense organs« von Beard (vgl. 1, pag. 222—223) scharf unterscheiden müssen, sind räthselhafte Gebilde, welche aber, wie es scheint, eine große Rolle bei der Entwicklung wahrer Ganglien spielen müssen (1, pag. 255).

Am Schlusse der Notiz bemerkt Platt: »I doubt our right to coordinate the mesoderm with the two primitive germ layers — ectoderm and entoderm.« Jedem Fachgenossen wird wohl ohne weitere Erörterungen klar sein, dass meine Arbeit (1) nicht weniger als wie die Notiz von Platt weiteres thatsächliches Material für jene von Kleinenberg in seiner Lopadorhynchus-Arbeit aufgestellte These einen Beitrag liefert.

Litteraturverzeichnis.

1) N. Goronowitsch, Untersuchungen über die Entwicklung der sog. »Ganglienleisten« im Kopfe der Vogelembryonen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX. pag. 187—259. 1. März 1893.

2) —— Die axiale und die laterale (A. Goette) Kopfmetamerie der Vogelembryonen. — Die Rolle der sog. »Ganglienleisten« im Aufbaue der Nervenstämme. Anatomischer Anzeiger. Bd. VII. 1892. Ende April. pag. 454—464.

3) —— Die axiale und die laterale Kopfmetamerie der Vogelembryonen. Die Anfangsstadien der Entwicklung der Cranialnerven. Revue des Sciences Naturelles publiée par la Société des Naturalistes à St. Pétersbourg (Russisch. April 1892).

4) Julia Platt, Further Contributions to the Morphology of the Vertebrate Head. Anatomischer Anzeiger. Bd. VI.

Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugethiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere.

Von

Dr. F. Maurer,

a. o. Professor in Heidelberg.

Im Biologischen Centralblatt erschien vor Kurzem ein Aufsatz von Leydig[1], der die Frage, ob die Haare mit den Hautsinnesorganen verglichen werden dürften, behandelt. Leydig bezieht sich dabei auf meine im vorigen Jahre erschienene Arbeit[2] und glaubt, entgegen meinen dort ausgeführten Anschauungen, dass eine Ableitung der Haare aus den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere unzulässig sei.

Er sagt l. c., dass er sich mit der von mir vorgetragenen Lehre nicht einverstanden erkläre und ihre Richtigkeit bestreite. Leydig giebt ferner an, dass es gewisse Epidermisbildungen bei niederen Wirbelthieren giebt, bezüglich derer er denkt, »dass sie mit mehr Recht als Theile anzusehen seien, welche den Haargebilden bei Säugethieren näher stünden«. Als solche Organe bezeichnet Leydig die Perlorgane der Knochenfische und die Schenkeldrüsen der Eidechsen.

Der Aufsatz von Leydig kam mir erst in die Hand, als meine Erwiederung auf die von Max Weber ausgesprochenen Bedenken gegen meine Auffassung der Haare gedruckt war.

Wenn eine so gewichtige Stimme, wie die Leydig's sich gegen die Ableitung der Haare von den Hautsinnesorganen erklärt, so wäre dies wohl geeignet in mir selbst Zweifel an der Richtigkeit meiner Auffassung zu erwecken. Ich habe mich indessen bemüht, von vorn herein in dieser ganzen Frage möglichst skeptisch zu sein und habe mich in den letzten Jahren mit den Verhältnissen der Oberhaut sämmtlicher Wirbelthierklassen bekannt gemacht. Nach alledem hat sich in mir die Überzeugung von der Richtigkeit meiner Auffassung nur befestigt und ich bin auch jetzt, nachdem ich Leydig's letzten Aufsatz gelesen habe, in der Lage, die Ausführungen meiner beiden, diese Frage betreffenden Arbeiten vollkommen aufrecht zu erhalten.

Leydig wirft mir vor, dass ich in meiner Arbeit mehrere seiner früheren Angaben unberücksichtigt gelassen habe. Ich muss hierzu erklären, dass mir stets, wie wohl Jedem, der sich mit der Anatomie

[1] Leydig, Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biolog. Centralblatt. 1893. pag. 359. [2] Maurer, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlage etc. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII.

der Haut beschäftigt hat, die Arbeiten Leydig's über dieses Organsystem als die bedeutsamsten erschienen sind und dass ich sie alle mit dem größten Interesse studirt habe. Bei der Fülle des Materials, welches uns diese Arbeiten vorführen, mag es immerhin vorkommen, dass man einzelne Angaben übersieht. Ich gestehe in solchem Punkte gern Leydig die Priorität der Beobachtung zu, muss aber bemerken, dass mir die Beobachtung allein nicht das Wesentliche an der Arbeit erscheint und es ist ja gerade Leydig, der seinen Beobachtungen weitergehende Schlussfolgerungen anzuschließen pflegt, in welchen ich eben den anregenden Werth solcher Lektüre hochschätze. Aber an die Beobachtungen, deren Vernachlässigung mir Leydig vorwirft, knüpft er keine Folgerungen, die mir gegen meine Auffassung zu sprechen scheinen. Auf diese Punkte bleibt noch geeigneten Ortes zurückzukommen.

Die wesentlichen Gründe, welche Leydig veranlassen, meine phylogenetische Ableitung der Haare von Hautsinnesorganen zu verwerfen, sind folgende: 1) Die erste Anlage betreffend giebt Leydig zu, dass das Säugethierhaar hierin in einer auffallenden Übereinstimmung mit den Anlagen der Hautsinnesorgane stehe, diese Ähnlichkeit erstrecke sich aber auch auf die Anlage anderer Epidermoidalorgane, speciell der Hautdrüsen bei Amphibien und der Perlorgane der Knochenfische. Hierzu muss ich zunächst konstatiren, dass damit, dass Leydig ebenfalls der Ansicht ist, die erste Anlage des Haares sei eine rein epidermoidale, für mich eine sehr wichtige Thatsache festgelegt ist, welche die Frage nach der Beurtheilung der morphologischen Bedeutung der Haare in eine mit der früher von Gegenbaur ausgesprochenen und auch in meinen letzten Ausführungen betonten Anschauungen übereinstimmende Richtung bringt. Es erhellt nämlich daraus, dass Leydig der Papille des Haares ebenfalls nur eine sekundäre Bedeutung beimisst. Wenn es Leydig auch nicht direkt ausspricht, so ist doch damit schon ein Vergleich des Haares mit Reptilienschuppen oder Vogelfedern ausgeschlossen. Der Hauptbestandtheil der ersten Haaranlage wird eben durch die Epidermis geliefert und nicht durch eine Lederhautpapille. Was nun die Ähnlichkeit der Anlagen von Hautsinnesorganen und Drüsen bei Amphibien betrifft, so hatte ich Gelegenheit diese Verhältnisse bei Salamandra und Tritonlarven genau zu untersuchen und finde, dass zwar allerdings der Boden, aus welchem sich beide bilden, der gleiche ist, nämlich die tiefste Zellenlage der Epidermis. Die Form der Anlage aber, die auf senkrecht zur Haut gelegten Schnitten am besten zur Anschauung kommt, ist eine so verschiedene, dass Niemand, der dieselben genau untersucht, sie verwechseln kann. Die Anlage der Sinnesorgane stellen stets hohe stäbchenförmige Zellen dar, die eine meilerartige Anordnung erkennen lassen, während die Drüsenanlage immer durch einen Komplex von wenigen kugeligen Zellen

gebildet wird. Die Anlagen beider Organe sind oft durch einen Spaltraum von den angrenzenden Epidermiszellen abgegrenzt, nur mit den oberflächlichen Zellen der Epidermis sind sie immer in fester Verbindung.

Ich zog für die Anlage der Säugethierhaare den Schluss daraus, dass dieselben sehr scharf von der übrigen Epidermis gesondert seien. Leydig glaubt in diesem Punkte meine Beobachtungen ergänzen zu können, indem er solchen Spaltraum für normal gebildet und als einen intraepidermoidalen Lymphraum erklärt, Leydig findet ihn auch bei Anlagen von Hautsinnesorganen von Salmoembryonen. Ich verweise hierüber auf meine Abbildung der Anlage eines Hautsinnesorgans der Forelle (l. c. Taf. 24, Fig. 24) wo dieser Lymphraum ebenfalls dargestellt ist. In Bezug auf die erste Anlage hob ich ferner hervor, dass die Deckschicht der Epidermis über die Anlage der Hautsinnesorgane bei Fischen und Amphibien eben so wegzieht, wie bei der Haaranlage der Säugethiere. Leydig sagt, dass er dies bei der Besprechung der Sinnesorgane in der Mundhöhle von Pelobateslarven ebenfalls erkannt und auch dabei auf das gleiche Verhalten der Sinnesbecher der Epidermis hingewiesen habe[1]. Die wesentliche Verwerthung dieser Thatsache, nämlich die Vergleichung mit der Haaranlage hat Leydig aber wohl früher nicht gegeben und ich muss gerade darin ihren Werth erblicken.

Eine Verwechselung der Anlagen der von mir geschilderten Säugethierhaare mit Drüsenanlagen erklärte ich für ausgeschlossen, weil in den betreffenden Stadien letztere noch nicht bestanden. Dies kann ich dahin erweitern und damit begründen, dass Drüsenanlagen in späteren Stadien erschienen und ebenfalls von vorn herein den schon bei Amphibien hervorgehobenen Unterschied zeigten. Es betrifft dies ausschließlich die Anlagen der Schweißdrüsen, die ich bei Maulwurf, Katze, Hund und Schwein genauer studirt habe. Sie zeigen sich stets als Ballen kleiner kugeliger Zellen der tiefsten Epidermislage, lassen niemals eine Stäbchenform der Zellen oder meilerförmige Anordnung derselben erkennen.

2) Wenn Leydig auch der ersten Anlage der Hautsinnesorgane und Haare eine Übereinstimmung zugesteht, so bestreitet er doch, dass im späteren Verhalten eine solche bestehen bleibe. Er beginnt mit der Bedeutung der Deckzellen, welche er nicht als den Sinnesorganen zugehörige Elemente anerkennt. Dieselben sollen immer die oberflächlichste Schicht der Epidermis bleiben. Hier liegt ein Missverständnis Leydig's meinen Angaben gegenüber vor. Die Deckzellen der Epidermis und des Hautsinnesorgans sind ganz verschiedene Dinge. Die Deckzellen der Epidermis über der Anlage eines Hautsinnesorgans und eines Haares schilfern sehr frühzeitig

[1] Leydig, Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschrift der naturforsch. Gesellschaft. Halle 1876.

ab', die Deckzellen des Hautsinnesorgans selbst, welche in dessen ausgebildetem Zustand in vielen Fällen bestehen, sind nicht die oberflächliche Epidermislage, sondern die an die Längsseite der Stützzellen angrenzenden abgeplatteten Elemente der verschiedenen Schichten der Epidermis. Ich habe sie auf dem Schema Textfigur 1 pag. 790 meiner erstcitirten Arbeit mit *t* bezeichnet und eben so sind sie auf Taf. XXV Fig. 28 und Taf. XXVI Fig. 27 dargestellt.

Solche Deckzellen finden sich um viele Gebilde in der Epidermis, besonders um die großen einzelligen Drüsen der Oberhaut bei Cyclostomen und Knochenfischen. Sie entstehen mechanisch durch Abplattung, welche die angrenzenden Zellen der Epidermis durch starke Volumszunahme eines solchen eingelagerten Gebildes erfahren. Danach dürfte scheinbar ihrem Vorhandensein bei Hautsinnesorganen keine große Bedeutung beizumessen sein, besonders bei der Vergleichung mit den Säugethierhaaren. Sie würden ja keine für die Hautsinnesorgane charakteristischen Gebilde darstellen. Die Sache verhält sich aber doch anders. Ich habe in ihnen die morphologische Grundlage für das Oberhäutchen des Säugethierhaares erblickt. Es zeigt sich nämlich, dass diese Deckzellen durchaus nicht bei allen Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien entwickelt sind. Viele Sinnesknospen entbehren derselben, auch solche, die schon recht voluminöse Gebilde der Oberhaut darstellen (z. B. Cyclostomen und Anurenlarven). Bei anderen Hautsinnesorganen, speciell den Nervenendhügeln der Teleostier und bei Urodelen finde ich sie stets entwickelt. Ihre Bildung kann demnach nicht einfach aus mechanischen Gründen erklärt werden, sondern sie stellen eine Komplikation im Bau eines Hautsinnesorgans dar, die dasselbe auf eine morphologisch höhere Stufe erhebt, als sie eine Sinnesknospe ohne Deckzellen erreicht hat. Auf ihre physiologische Bedeutung will ich hier nicht eingehen. Sie stellen jedenfalls einen integrirenden Bestandtheil eines Hautsinnesorgans höherer Form dar, und desshalb hielt ich mich für berechtigt, sie bei der Vergleichung eines Hautsinnesorgans mit einem Haar zu berücksichtigen.

Leydig unterscheidet ferner an einem Becherorgan eine Rinde und ein Mark. Die Rindenzellen sind lange Röhren mit hellem Inhalt, basal angeordnetem Kern und oberflächlicher feiner Borste. Die Markzellen sind kürzer, birnförmig, körnig und besitzen ebenfalls ein Knöpfchen oder Höckerchen an der freien Oberfläche. Leydig unterscheidet an der freien Oberfläche ein Mittelfeld und eine Randzone. Letztere zeigt die Stifte der Rindenzellen, während im Mittelfeld die Borsten der Markzellen zu Tage treten. Leydig wirft mir vor, dass ich seine Arbeit[1] unberücksichtigt gelassen habe und bezieht sich auf seine Figuren 24 bis 27 der Taf. IX. Ich kenne diese Arbeit sehr genau, es war und ist mir aber unmöglich, an den betr. Abbildungen

[1] Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Halle 1879.

Birn- und Mantelzellen zu unterscheiden. Auch kann ich an Fig. 26 speciell nicht die Sonderung eines Mittelfeldes erkennen. Die Abbildungen geben Oberflächenansichten der Organe wieder und alle Zellen machen einen durchaus gleichartigen Eindruck; ich glaubte darum gerade von diesen Darstellungen Leydig's absehen zu können, da sie für die mich beschäftigenden Fragen belanglos waren. Ich habe mich ebenfalls über den Bau der Sinnesknospen bei Fischen genau unterrichtet und finde, dass da viele solche Organe aus überhaupt ganz gleichartigen Zellen bestehen. Solche Organe stellen einen morphologisch niederen Zustand eines Hautsinnesorgans dar. Es sind noch nicht Sinnes- und Stützzellen different. In solchem Falle sind die sämmtlichen Elemente den Sinneszellen der höheren Form homolog.

Es fragt sich nun, wie sich ein solches, aus gleichartigen Elementen bestehendes Sinnesorgan zu einem aus zwei Zellformen zusammengesetzten verhält. Leydig sagt, dass die Mantelzellen eben so wie die Markzellen Theile des Becherorgans sind. Diese Ansicht theile ich vollkommen. Allein ich schließe aus dem verschiedenen Verhalten der Mantelzellen, die ich in Übereinstimmung mit vielen neueren Autoren als Stützzellen bezeichnet habe, dass diese eine andere Bedeutung haben als die birnförmigen Markzellen. Die Birnform der letzteren thut eigentlich nichts zur Sache, neben den birnförmigen Elementen sind auch im Centrum eines Organs stäbchenförmige Sinneszellen von ähnlich körnigem Bau wie die Birnzellen vorhanden. Darum aber folgen die Stützzellen. Dass diese als integrirende Bestandtheile eines Hautsinnesorgans aufzufassen sind, gebe ich Leydig zu. Aber ich bin nicht der Ansicht, dass es specifische Sinneszellen sind. Damit ist aber nicht gesagt, dass sie nicht einmal solche gewesen sind. Leydig selbst schildert die Mantelzellen beim Hecht in der oben citirten Arbeit als röhrenförmige Gebilde mit schleimigem Inhalt. Eben so schildert er die Mantelzellen bei Amphibien als Schleim producirende Zellen, deren Sekret die Cupulabildung verursacht. Was hat nun solche Schleimbildung für einen anderen Werth, als den zarten Innenzellen einen Schutz zu gewähren? Diesen Angaben Leydig's kann ich aber noch weitere Befunde zufügen, die mir von großer Bedeutung zu sein scheinen. Ich besitze zahlreiche Präparate von Triton- und Salamanderlarven, welche zeigen, dass die als Stützzellen bezeichneten Gebilde stark pigmentirt sind. Solche Zellen sind fadenförmig, meist S-förmig gekrümmt. Ihr stäbchenförmiger Kern liegt basal und der Zellkörper darüber ist ganz dicht erfüllt mit feinen, schwarzbraunen Pigmentkörnern. Derartige Zellen liegen in 3—4facher Lage um die central angeordneten Sinneszellen, welch letztere theils birn-, theils stäbchenförmig sind. Ich halte es für ausgeschlossen, dass solche pigmentführende Mantelzellen Sinneszellen sind, eben so wenig wie sie schleimproducirende Elemente sind. Wie ist aber dieser Befund zu deuten? Nach Allem, was ich an Sinnesorganen von Fischen (Cy-

clostomen, Selachiern und Teleostiern) und Amphibien (Derotremen, Perennibranchiaten, Anuren und Urodelen) gesehen habe, bestehen Sinnesorgane ursprünglich aus ganz gleichartigen ausschließlichen Sinneszellen sowohl bei Fischen als bei Amphibien, besonders bei Teleostiern und den Larven von anuren Amphibien (Endknospen). Bei den meisten Formen aber hat sich eine Differenzirung dieser Zellen vollzogen (Endhügel). Die centralen bleiben Sinneszellen, die peripheren aber sind zu Schutzzellen umgebildet, und zwar in verschiedener Weise. Die Stützzellen fasse ich nicht als sekundär in den Dienst eines Hautsinnesorgans einbezogene Zellen auf, die sich aus ursprünglichen indifferenten, an die Sinneszellen angrenzenden Elementen der Epidermis entwickelt haben, sondern sie sind von vorn herein dem Hautsinnesorgan zugehörige Zellen. An den ursprünglich aus gleichartigen Sinneszellen bestehenden Sinnesorganen kommt es zu einer Differenzirung zu zwei Formen von Elementen. Die central angeordneten bleiben Sinneszellen, die peripheren geben ihre Sinnesfunktion auf, werden zu Schutzzellen der centralen Elemente. Diese Auffassung ist durch verschiedene Thatsachen begründet: 1) durch das Verhalten der Nerven, 2) durch das verschiedene Verhalten der Leydig'schen Mantelzellen (Stützzellen).

1) In Betreff der Nerven schildert Leydig sehr komplicirte Zustände, in so fern er drei Arten von Endigungen im Hautsinnesorgan unterscheidet, abgesehen von den durch Auflösung des Neurilemm entstehenden Fasern, welche mit den aufgefransten basalen Enden der Zellen des Sinnesorgans zusammenhängen.

In das Organ treten Fasern, welche aus dem Achsencylinder (Nervenröhre Leydig's) hervorgehen a) als intercellulär aufsteigende Streifen, b) als eben solche, welche netzförmig verbunden sind, und c) Fasern, die zu den birnförmigen Zellen treten.

Hierzu muss ich bemerken, dass die intercellulär verlaufenden Fasern sich genau eben so verhalten wie die sensiblen Nerven in der indifferenten Epidermis.

An Präparaten, die auf die verschiedenste Weise behandelt waren (Osmiumsäure, Golgi's Goldmethode), fand ich stets, dass die Nervenfasern, welche zur Basis eines Hautsinnesorgans treten, sich immer nur in der Region der centralen Zellen auflösen, während die äußere Zone der Mantel(Stütz-)zellen keine solche Fasern erhält. Dass in dieser Zone Nerven überhaupt fehlen, ist natürlich ausgeschlossen, dieselben stammen aber nicht von den specifischen Sinnesfasern, welche nur zum Kern des Organs gehen.

2) Die Stützzellen sind zum Theil umgebildete Sinneszellen. Sie werden nach verschiedener Richtung verändert, verlieren dabei aber immer ihre Natur als Sinneszellen. Sie werden in vielen Fällen zu schleimbildenden Zellen (Leydig), in anderen Fällen aber werden sie bei Amphibien zu pigmenthaltigen Gebilden und schließlich können

sie verhornen, wie ich dies in meiner ersten Arbeit über die Hautsinnesorgane und Haare ausgeführt habe. Es zeigt sich dies durch verschiedenes Verhalten gegen Reagentien. Bei Osmiumbehandlung werden die centralen Zellen dunkel bis schwarz, die Stützzellen bleiben hell. Eben so werden die centralen Zellen bei Behandlung mit Goldchlorid violett oder schwarz. Die Stützzellen zeigen eine auffallende Resistenzfähigkeit gegen 10%ige Kalilauge und färben sich mit Säurefuchsin, Pikrinsäure oder Pikrokarmin intensiv hellgelb.

Aus diesem verschiedenen Verhalten der Stützzellen erhellt, dass sie nach Aufgabe der Sinnesfunktion, die ihnen primär zukam, nicht einfach rückgebildet werden, sondern als Schutzzellen der Sinnesorgane einem Funktionswechsel unterliegen und so in anderer Form bestehen bleiben. Hiermit komme ich auf die interessante Frage der Drüsenbildung bei Amphibien. Leydig sagt, dass in den Sinnesbechern neben der empfindenden Thätigkeit auch eine sekretorische stattfinde. Ich kann dies nur in dem oben angeführten Sinne verstehen. Den Ausgangspunkt bildet eine Sinnesknospe aus gleichartigen Sinneszellen, wie sie bei zahlreichen Knochenfischen und anuren Amphibien bestehen. In solcher Sinnesknospe kommt es zur Differenzirung, indem einzelne periphere Zellen die Sinnesfunktion aufgeben und Schutzzellen werden, dadurch, dass sie Schleim liefern oder dadurch, dass sie verhornen. Ob nun in solchen Gebilden, wenn die Sinneszellen degeneriren, die Basis der drüsigen Organe der Amphibienhaut geboten wird, kann ich bis jetzt nicht entscheiden, für widerlegt halte ich es nach dem bisher bekannt Gewordenen nicht. Es würde dann die Umbildung solcher Sinnesorgane nach zwei Richtungen erfolgen. Nach der einen Seite bilden sich Hautdrüsen, wenn die schleimliefernde Funktion überwiegt, nach der anderen entstehen Haare, wenn die Verhornung vorwaltet. Von Verhornungsvorgängen an den Mantelzellen sagt Leydig nichts. Er führt nur an, dass es in ihnen zu Cuticularbildungen kommt, in welchen er ebenfalls den Ausdruck einer Sekretbildung sieht.

Bei den ersten komplicirten Drüsenbildungen der Haut, welche bei Amphibien auftreten, ist aber eine andere Überlegung heranzuziehen. Einzellige Drüsen sind überall in der Epidermis der Fische verbreitet und alle diese einfachen Drüsenzellen bilden sich aus den Elementen der tiefsten Epidermislage. Sie bleiben einfach und rücken mit den benachbarten Zellen der Oberhaut in die Höhe, bis sie zur freien Oberfläche gelangt, entleert und abgestoßen werden. Wenn wir sehen, dass die ersten specifischen Hautsinnesorgane in zerstreut zwischen den übrigen Elementen der Epidermis vertheilten einzelnen Zellen bestehen und dass dann durch gruppenweises Zusammenstehen solcher Zellen komplicirte mehrzellige Organe zu Stande kommen, die sich noch weiter kompliciren können, so liegt die Frage sehr nahe, ob die mehrzelligen Drüsen nicht eben so gebildet werden,

in so fern die einfachen Drüsenzellen den Ausgangspunkt bieten und durch Vermehrung solcher Elemente Zellgruppen aus der tiefsten Epidermislage entstehen als Anlagen komplicirter Drüsenbildungen. Es werden dann in der Ontogenie von vorn herein die Elemente der Drüsenanlage eben Drüsenzellen in noch indifferentem Zustande sein und eben so die Elemente der Anlage eines Hautsinnesorgans noch indifferente Sinneszellen darstellen. Beide verhalten sich äußerlich, so lange sie noch nicht differenzirt sind, zwar ähnlich, sind aber doch ganz verschiedene Elemente. Diese letztere Auffassung ist jedenfalls eine natürliche und leicht verständliche. Es bleibt damit den zu Schutzzellen umgebildeten peripheren Zellen der Hautsinnesorgane ganz unbenommen, zu gewissen Zeiten und bei gewissen Formen ein schleimiges Sekret als Schutz für die zarten Sinneszellen abzuscheiden.

Zwischen den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien kann ich keinen tiefgreifenden Unterschied erkennen. Die Organe sind nur einfacher oder komplicirter gebaut, je nachdem an den ursprünglichen Sinneszellen selbst Differenzirungen auftreten und je nachdem angrenzende Epidermiszellen mit herangezogen werden. Man kann etwa sechs Formen von Hautsinnesorganen unterscheiden:

1) Den Ausgangspunkt bieten einfache Sinneszellen, welche lange, durch die ganze Dicke der Epidermis sich erstreckende stäbchenförmige Elemente darstellen (Stiftchenzellen Kölliker's).

2) Sinnesknospen bestehen aus einer Gruppe solcher Zellen, die ganz gleichartige Gebilde sind. Die Elemente behalten auch hier eine lange stäbchenförmige Gestalt (Cyclostomen, Anurenlarven).

3) Solche Sinnesknospen werden komplicirt dadurch, dass an ihrer gegen die umgebende Oberhaut gerichteten Oberfläche indifferente Epidermiszellen als abgeplattete Deckzellen zu ihnen in Beziehung treten, in einfacher oder mehrfacher Lage (Teleostier).

4) Es treten weiterhin Sinnesorgane auf, die sich an die zweite Form anschließen. Hier kommt es innerhalb der Sinneszellen selbst zu Differenzirungen. Central bleiben birn- und stäbchenförmige Sinneszellen bestehen, die peripheren Sinneszellen werden zu Schutzzellen um- oder rückgebildet (Selachier, Teleostier und Anurenlarven).

Die Bezeichnung Stützzellen, die Leydig verwirft, erhält dadurch Berechtigung, man sollte vielleicht besser noch Schutzzellen sagen, sie stützen resp. schützen eben die central angeordneten Sinneszellen.

5) Bei den noch weiter entwickelten Sinnesorganen kommt es zur Anlage von Deckzellen außerhalb der Stützzellen, wie ich es oben schon bei der dritten Form schilderte. Diese letzte Form ist es allein, welche in ihrem Bau alle epithelialen Theile eines Säugethierhaares erkennen lässt (Endhügel der Teleostier und Urodelenlarven).

6) Hautsinnesorgane bei vielen Fischen, z. B. Cyclostomen in oberflächlicher Anordnung, bei Knochenfischen im Seitenkanalsystem, erhalten eine große plattenförmige Ausbildung, und solche Sinnesplatten

lassen ebenfalls verschiedene Formen von Zellen (Sinneszellen, Stützzellen etc.) unterscheiden. Am Rande solcher Platten finden sich stets mehrere Lagen von Zellen, die genau den peripheren Schutzzellen (Mantelzellen) eines Endhügels gleichen. Von derartigen Organen will ich selbstverständlich nicht die Haargebilde der Säugethiere ableiten. Den Ausgangspunkt bot vielmehr die fünfte Form, die sowohl bei Knochenfischen als auch bei Amphibienlarven besteht, bei Amphibien aber allein bei dem Übergang zum Landleben jene Veränderungen zeigt, die eine Umbildung zum Haar verständlich erscheinen lassen, wie ich dies früher ausführte.

Wenn Leydig den Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere einen anderen Anschluss giebt, in so fern er sie morphologisch mit den Gehörorganen vergleicht und sie im Anschluss an mehrere Autoren geradezu als Nebenohren bezeichnen will, so thut dies absolut nichts zur Sache. Der Ausdruck Nebenohren bringt sofort eine bestimmte specifische Funktion in Rechnung, von welcher ich vollkommen absehe. Es handelt sich hier morphologisch um Sinnesorgane der freien Haut, die in offener Beziehung zum umgebenden Medium stehen. Ihr Bau stimmt stets vollkommen überein mit Hautsinnesorganen, die in der Haut allgemein verbreitet sind, ohne dem Seitenkanalsystem zuzugehören. Das Gehörorgan nimmt wie das Geruchsorgan seine Entwicklung aus dem Ektoderm, kann in frühen Zuständen Ähnlichkeit mit den Anlagen anderer Hautsinnesorgane zeigen. Es bildet sich aber dann morphologisch in specifischer eigener Richtung aus, eben so wie die Riechgrube und die übrigen Hautsinnesorgane. Wenn in ihrer Ausbildung alle diese Organe später ihre eigenen Wege einschlagen, so können sie auch unter veränderten äußeren Verhältnissen verschiedene Umbildungen erleiden. Diejenigen epidermoidalen Sinnesorgane, welche sich zu Geruchs- und Gehörorganen ausbilden, behalten diesen ihren specifischen Charakter bis zu den höchsten Thierformen bei. Andere Hautsinnesorgane aber ändern unter verschiedenen Einflüssen diesen Charakter schon beim Leben im Wasser. Beim Übergang zum Landleben brauchen sie nicht zu verschwinden, sie erleiden aber morphologische Umbildungen und wir können von solchen Hautsinnesorganen auch sehr wohl die Säugethierhaare ableiten. Ich habe dies im Einzelnen ausgeführt und gezeigt, wie jeder einzelne Theil des Haares sich verstehen lässt. Leydig ist auf diese meine Ausführungen gar nicht eingegangen, er hält nur nach einigen Eigenschaften der Zellen, welche sie im Zustand der Sinnesknospen besitzen, eine Beziehung auf Haare für ausgeschlossen. Darin kann ich ihm nicht beipflichten und halte meine Ausführungen nicht für widerlegt. Alle thatsächlichen Angaben, die Leydig in seinen verschiedenen Arbeiten gemacht hat, bleiben vollkommen zu Recht bestehen, beeinflussen aber meine Ausführungen in Betreff der Vergleichung des Säugethierhaares mit einem Hautsinnesorgane bei Urodelen in keiner Weise.

Leydig verwirft nun aber meine Auffassung der Haare nicht allein, sondern er setzt auch eine neue an ihre Stelle. Er sieht als den morphologischen Boden, aus dem sich die Haare der Säugethiere entwickelt haben, den Perlausschlag der Teleostier und die Schenkeldrüsen der Eidechsen an.

Ich nahm im vergangenen Frühjahre die Gelegenheit wahr, diese schon lange bekannte Erscheinung bei Cyprinoiden mir genauer anzusehen und eben so habe ich mich über die Entwicklung und den Bau der Schenkeldrüsen bei Eidechsen genau informirt.

Die Perlorgane treten nur bei ganz wenigen Familien der Knochenfische auf, bei Selachiern und Cyclostomen fehlen sie vollkommen, eben so wie bei den meisten Teleostiern. Das was Leydig als Beperlung bei Petromyzon in Oberflächenansicht abgebildet hat (Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. 1879. Taf. VIII Fig. 13), hat gar nichts mit dem Perlausschlag der Knochenfische zu thun, wie Leydig selbst zugiebt und wie ich mich an vielen Hautschnitten der drei Petromyzonarten (Planeri, fluviatilis und marinus), die alle Thieren im Frühjahr zur Laichzeit entstammen, überzeugt habe. Solche warzenförmige Prominenzen der Oberhaut sind lediglich bedingt durch die stärkere lokale Ausbildung von Kolben- und Körnchenzellen unter der oberflächlichen Epidermislage.

In Betreff der Perlenbildung in der Oberhaut der Cyprinoiden ist zunächst zu unterscheiden der Bau des einzelnen Organs und zweitens die Verbreitung der Organe auf dem Körper.

Den Bau eines ausgebildeten Perlorgans untersuchte ich an Leuciscus rutilus, Idus melanotus, Barbus fluviatilis, Cyprinus carpio, Phoxinus laevis und fand überall das Gleiche. Hierin kann ich den Angaben Leydig's nichts wesentlich Neues hinzufügen.

An der Stelle, wo eine Perle gebildet wird, ist die Epidermis in einem kugeligen Bezirk ganz gleichartig gebaut. Es fehlen alle Drüsenzellen und auch lymphatische Elemente sind nur sehr spärlich darin nachweisbar. Die Epidermis ist vielschichtig, bildet eine leicht gewölbte Prominenz an der Oberfläche. Es besteht hier, wie sich an senkrechten zur Oberfläche der Haut angelegten Schnitten ergiebt, eine tiefste Cylinderzellenlage. Auf diese folgen viele Lagen sehr großer Epidermiszellen mit kugeligen Kernen und großem feinkörnigen Plasmakörper. Zwischen diesen Zellen finden sich sehr breite intercelluläre Räume mit queren Verbindungsfäden zwischen den benachbarten Zellen. Solche große Zellen finden sich hauptsächlich im Centrum des Gebildes, während gegen die Oberfläche des kugeligen Bezirks spindelförmig gebaute, koncentrisch um einander angeordnete Elemente folgen, die einerseits ganz allmählich in die großen Zellen des Centrums, andererseits eben so in die Zellen der gewöhnlichen Epidermis übergehen, so dass diese Gebilde nicht scharf abgegrenzte Organe der Oberhaut darstellen.

An der der freien Oberfläche der Epidermis zugekehrten Fläche des Organs sitzt demselben ein Conus verhornter Zellen auf, welche in vielen Lagen über einander geschichtet sind und einen spitzen Kegel bilden. Die Grenze zwischen dem verhornten Bezirk und dem unterliegenden, aus weichen Zellen bestehenden Theil des Organs ist eine ganz scharfe, wenn man ausgebildete Perlen vor sich hat. Dass der oberflächliche Conus aus völlig verhornten Zellen besteht, beweist außer Farbenreaktionen vor Allem die Resistenz gegen 10% ige Kalilauge. Wenn man die Gebilde in dieser Lösung kocht, so bleiben die verhornten Zellkegel unverändert bestehen, nur die Zellgrenzen treten deutlich hervor und man erkennt, dass alle Zellen noch einen Kernrest enthalten. Dies Letztere tritt auch bei Färbung mit Anilinfarben oder Pikrokarmin deutlich hervor. An den von mir untersuchten Formen fand ich niemals eine Papille am Grund des Organs, auch war es niemals in die Tiefe gesenkt. Ich konnte hingegen Nerven bis zur Basis eines solchen Gebildes verfolgen, ohne nachweisen zu können, ob und in welcher Weise die Fasern in das Epithel eintreten. Bei vielen Formen fand ich, dass das Organ nur aus dem tiefen weichen Theil bestand, über welchen eine einfache Lage verhornter Zellschüppchen wegzog, wie über die benachbarte Epidermis. Solche Gebilde stellen den Zustand dar, wie er außer der Brunstzeit besteht. Leydig giebt an, dass bei einigen Formen, besonders bei Rhodeus amarus und indischen Formen, eine Tieflagerung sich ausbildet. Bei letzteren besteht im Inneren des Organs eine fadenförmige Papille mit Nerven (Leydig). Die Einsenkung in die Tiefe soll nach Leydig in verschiedenem Grade entwickelt sein, von leichter Muldenbildung der Lederhaut bis zu tiefen follikelartigen Einsenkungen. — Was nun die Vertheilung der Organe auf dem Körper betrifft, so finde ich sie wie Leydig auf dem Kopf in Reihen angeordnet und am Körper auf den Schuppen. Auf letzteren zeigen sie sich in charakteristischer Vertheilung. Sie stehen meist auf der Oberfläche der Schuppe in der Nähe von deren freiem hinteren Rande, wenigstens fand ich es so bei Phoxinus laevis und Leuciscus. Bei ersterer Form saßen die Perlen am hinteren Rande jeder Schuppe, und zwar fanden sich 3—7 solcher Gebilde. Am Kopfe fanden sie sich in bogenförmigen Linien, doch eigenthümlich unsymmetrisch, so dass es mir schien, als befinde sich an der entsprechenden Stelle der anderen Seite nicht ein Perlorgan, sondern ein Hautsinnesorgan.

Vergleichen wir den Bau eines solchen Perlorgans mit dem eines Säugethierhaares, so besteht als einzige Ähnlichkeit die Thatsache, dass eine lokale intensive Verhornung von Epidermiszellen stattfindet, wodurch konische Zapfen entstehen. Diese Zapfen senken sich in wenigen Fällen in die Tiefe, bilden Follikel. Dabei bestehen auch bei einigen Formen fadenförmige Papillen. Das Alles aber genügt nicht, uns den Bau eines Haares zu erklären. Denn das Haar der Säugethiere ist nicht einfach ein in die Tiefe gesenkter Hornzapfen,

sondern es besitzt in seinem Bau Besonderheiten, wie z. B. in den Wurzelscheiden und dem Oberhäutchen, die aus den Perlorganen nicht verständlich werden. Ferner giebt Leydig an, dass in den fadenförmigen Papillen der Perlorgane bei indischen Cyprinoiden Nerven zu dem Organ verlaufen. Es würden demnach bei der Umbildung solcher Organe zu Haaren ebenfalls tiefgreifende Änderungen erfolgen, auf die Leydig noch nicht näher eingeht.

Man könnte nun sagen, dass das einfache Verhalten der Perlorgane nicht dagegen spräche, dass sie die Vorläufer der Haare seien, dass letztere eben als Organe der luftlebenden Säugethiere Besonderheiten entwickelt haben, welche die Folge der speciellen Ausbildung der Epidermis der Säugethiere seien. Man kann dies wohl annehmen, es ist aber bis jetzt nicht bewiesen, während die von mir durchgeführte Vergleichung der Hautsinnesorgane der Amphibien mit den Haaren eine Übereinstimmung im Bau bis ins Einzelne ergiebt. Die innere Wurzelscheide und das Oberhäutchen, das Haarmark ist Alles klar und deutlich vorgebildet, die Nervenlosigkeit der Papille wird verständlich, und es lässt sich im Bau zugleich der Ausdruck des Funktionswechsels erkennen.

Wenn Leydig die Organe der Seitenlinie als Nebenohren bezeichnet, so bitte ich doch diese Organe, wie sie bei Tritonen sich finden, in Vergleichung zu ziehen. Diese Thiere haben ein Luftleben angenommen und unter dessen Einwirkung sinken die einzelne Organe in die Tiefe. Dass eine solche Tieflagerung unter dem Einfluss des Luftlebens erfolgt, schließe ich aus der Thatsache, dass diese Organe bei Larven der Tritonen stets in oberflächlicher Lage gefunden werden und erst nach der Metamorphose, wenn die Thiere aufs Land gehen, in die Tiefe sinken. Wir sehen ferner, wie die Organe zur Laichzeit bei alten Thieren, so lange diese im Wasser sind, stets wieder eine oberflächliche Lage annehmen, um nachher, wenn die Thiere das Wasser verlassen, wieder in die Tiefe zu sinken. Es erhellt daraus, dass der Wechsel des äußeren Mediums die Tieflagerung direkt verursacht. Man kann daher ein solches Verhalten nicht mit der Tieflagerung der Hautsinnesorgane bei Fischen vergleichen, wie Leydig[1] es thut. Leydig vergleicht diese Tieflagerung mit derjenigen bei Cyclostomen und sagt, ich hätte seine diesbezüglichen Abbildungen und Hinweise nicht beachtet. Dies weise ich ganz entschieden zurück, ich habe Leydig bei meiner Besprechung der Verhältnisse von Cryptobranchus ausdrücklich erwähnt (pag. 776 und 777, Morph. Jahrb. Bd. XVIII), halte aber an meiner Auffassung, dass die Tieflagerung der Organe bei Fischen und Amphibien eine verschiedene Bedeutung habe, fest. Auch den Umstand, dass bei Derotremen diese Organe, obgleich sie ein Wasserleben beibehalten, bei alten Thieren in die Tiefe sinken, habe ich berücksichtigt und für verständlich erklärt, wenn man in Rechnung zieht, dass auch diese

[1] Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrbuch. II.

Formen einmal ein Luftleben geführt haben müssen und erst später wieder zum bleibenden Wasserleben zurückgekehrt sind. Es ist diese Auffassung begründet in allgemeinen Organisationsverhältnissen, von welchen ich nur als die am meisten ins Auge fallenden die Entwicklung der Extremitäten in der bestehenden Form und die Bildung von Lungen anführe, beides Organe, die nur durch das Leben auf dem Lande und in der Luft verständlich werden. Dass die Seitenorgane der Tritonen nicht Nebenohren sind, brauche ich wohl nicht zu begründen, ein Jeder, der die Liebesspiele dieser Thiere beobachtet hat, wird zugeben, dass sie in Beziehung zum Geschlechtsleben dieser Formen stehen.

Die Hautsinnesorgane der Fische und Amphibien zeigen die verschiedensten Differenzirungen und Umbildungen schon als solche. Dass sie beim Übergang zum Landleben spurlos verschwinden sollen, ist nicht anzunehmen, eben so wenig aber darf man erwarten, sie bei luftlebenden Formen stets in gleicher Richtung verändert zu finden. Bei Sauropsiden erleiden sie völlig andere Umbildungen als bei den Mammaliern. Diese Verschiedenheiten bringen aber wieder nur zum Ausdruck, wie die Organismen Organe, die sie von Vorfahren überkommen, ihren Bedürfnissen entsprechend modificiren können und wie dabei doch in ihrem Bau die einheitliche anatomische Grundlage stets deutlich zu erkennen ist.

Den klarsten Beweis für diese Anschauung liefert eine Vergleichung des verschiedenen Zustandes der Organe der Seitenlinie, wie sie bei Cyclostomen, Selachiern, Teleostiern und urodelen Amphibien bestehen. Kein Mensch, der über die Verhältnisse orientirt ist, wird bestreiten, dass wir in diesen Organen homologe Bildungen in morphologischem Sinne vor uns haben. Sie werden alle vom Ram. lateralis N. vagi versorgt. Sie sind bei den einzelnen Formen aber im Speciellen sehr verschieden gebaut. Bald liegen sie in Kanälen (Selachier, viele Teleostier), bald liegen sie an der freien Oberfläche (Cyclostomen, viele Teleostier, Anurenlarven, urodele Amphibien). Dabei ist ihr Bau auch ungleich. Zum Theil stellen sie große differenzirte Platten der Epidermis dar, zum Theil sind es typische Endhügel oder Sinnesknospen. Aus diesen Verschiedenheiten kann man schließen, dass diese Organe funktionell sehr verschiedene Bedeutung haben. Genaueres über ihre Funktion auszusagen ist unmöglich und ich halte es für vorsichtiger, desshalb von der physiologischen Bedeutung zunächst abzusehen, da wir darüber, weil uns ähnliche Sinne abgehen, kein Urtheil haben können. Das einzig Thatsächliche ist nur der anatomische Befund, und der lehrt uns, dass homologe Organe in verschiedenen wasserlebenden Thiergruppen eine ungleiche Differenzirung erfahren. Ferner erkennt man daraus, dass diese Organe von den Organismen in verschiedenen Umständen beibehalten und umgebildet werden. Man muss solchen Organen darum einen großen Werth beimessen, weil sie Gebilde allgemeinster Verbreitung darstellen, an deren Besitz der Organismus mit großer Zähigkeit festhält.

Diese Betrachtungen beschränken sich in ihrer Bedeutung aber nicht allein auf die Organe der Seitenlinien und der Kopfkanäle, sondern sie erstrecken sich auch auf die Hautsinnesorgane überhaupt, welche bei Fischen in großer Verbreitung auf dem ganzen Körper angetroffen werden und eben so bei Amphibien sich keineswegs nur in den Seitenlinien finden. Diese auf der ganzen Körperoberfläche vertheilten Organe besitzen einen ungleichen Bau, lassen aber doch einen einheitlichen Ausgangspunkt erkennen.

Nach Leydig haben wir in den Perlorganen der Knochenfische Gebilde zu erblicken, die als Sinnesorgane bei dem Sexualleben eine Rolle spielen. Sie stellen somit ebenfalls epidermoidale Sinnesorgane dar, wenn auch in ganz anderem Sinne als die Endhügel und Sinnesknospen. Es wird aber aus dieser Thatsache eine Frage nahegelegt, welche Leydig bis jetzt nicht angeregt hat, nämlich ob wir in den Perlorganen Gebilde vor uns haben, die als das was sie sind, von vorn herein entstanden, oder ob sie nicht vielmehr aus anderen Hautsinnesorganen sich herausbildeten. Diese Frage möchte ich auch auf die Schenkelporen der Eidechsen ausdehnen.

Für die Perlorgane der Cyprinoiden bin ich der Erledigung dieses Problems in einer ganz bestimmten Form nähergetreten.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass ein einzelnes Hautsinnesorgan keinen bleibenden Bestand hat, sondern dass es nach gewisser Zeit, die es funktionirte, abgenutzt ist und eine Rückbildung erleidet, während neue junge Organe heranwachsen.

Wir haben bei diesen Rückbildungen nicht zu vergessen, dass sie vielfach nur einen gewissen Grad erreichen, es bilden sich Winterorgane aus, die im Frühjahr wieder heranwachsen (Merkel, Malbranc u. A.). Es sind bis jetzt keine Thatsachen bekannt, die dafür sprechen, dass in der indifferenten Epidermis aus deren Elementen sich neue Sinnesorgane bildeten, vielmehr spricht Alles dafür, dass solche stets aus vorher bestehenden gleichen Organen durch Theilungsvorgänge hervorgehen. Mitrophanow hat dies bei Tritonen in embryonalen Stadien nachgewiesen. Malbranc u. A. sprechen sich auch dafür aus. Bei der Forelle habe ich dies am jungen Thiere ebenfalls gefunden und abgebildet. Auch bei alten Tritonen fand ich öfter, dass zwei Endhügel noch unmittelbar mit einander zusammenhingen und demnach jedenfalls aus einer einheitlichen Anlage durch Sonderung hervorgingen. Wenn somit durch Theilung der Sinnesorgane eine Vermehrung derselben besteht, so werden viele von den älteren Organen eine völlige Verödung erleiden können, und es sind immer noch viele jüngere Organe da, welche sich nur bis zum gewissen Grad im Winter rückbilden, im Frühjahr sich wieder entfalten und durch Theilung neue solche Organe liefern. Die als Sinnesorgane verödeten Gebilde brauchen aber nicht spurlos zu verschwinden.

Die Zeit, in welcher am ersten solche Rück- und Neubildungen der Sinnesorgane zu erwarten sind, ist wohl das Frühjahr, wo nach der

langen Winterruhe die Thiere zu neuem intensiveren vegetativen und animalen Leben erwachen. Es ist dies die gleiche Zeit, in welcher sich vorübergehend die Perlorgane bei Cyprinoiden bilden. Ich habe daraufhin im vergangenen Frühjahre viele unserer Cyprinoidenarten untersucht und fand die verschiedensten Zustände der Rückbildung von Hautsinnesorganen. Am Kopf und auf den Schuppen vom Rumpf fand ich die mannigfaltigsten Bilder, aus denen ich nicht immer mit Sicherheit sagen konnte, ob ich ein Hautsinnesorgan oder ein Perlorgan vor mir hatte, auf welchem noch kein Hornzapfen ausgebildet war. An einem Orte aber ist eine Verwechselung beider ausgeschlossen. Dies sind die Bartfäden um die Mundöffnung. Da es an diesen niemals zur Bildung von Perlorganen kommt, da dieselben aber reichlich von Hautsinnesorganen besetzt sind, so sind die verschiedenen Befunde an Epidermoidalorganen hier stets ausschließlich auf Hautsinnesorgane zu beziehen. Bei der Barbe und beim Karpfen fand ich Rückbildungsvorgänge, welche zur völligen Ausstoßung einer Hautsinnesknospe führten. Nach einer solchen kommt es stets zu einer nicht weitgehenden Wucherung der umgebenden Epidermiszellen und dann gleicht sich dies aus, es bleibt aber an solcher Stelle eine Coriumpapille bestehen, auf welcher keine Sinnesknospe mehr aufsitzt. Auf dem Kopf fand ich vielfach das Gleiche, d. h. ich sah auf senkrecht zur Hautoberfläche gelegten Schnitten, dass Hautsinnesorgane sich rückbildeten und dass die umgebenden Epidermiszellen in Wucherung begriffen waren. Neben Bildern, in welchen unzweifelhaft inmitten eines solchen Epidermisbezirks der Rest einer Hautsinnesknospe sich fand, konnte ich andere nachweisen, in welchen ein solcher Rest fehlte, wo hingegen ein deutlich abgrenzbarer Epidermisbezirk von kugeliger Form bestand, in dessen Mitte man an der freien Oberfläche eine leichte Einziehung nachweisen konnte. Die letztere ist als Narbe aufzufassen, die der Stelle entspricht, an welcher das Hautsinnesorgan ausgestoßen wurde. An vielen solchen Gebilden war eine fadenförmige Papille nachweisbar, an anderen fehlte eine solche. Diese Thatsachen sind es, welche mir den Gedanken nahelegten, dass zwischen Hautsinnesorganen und Perlorganen gewisse Beziehungen bestehen, die dahin zu formuliren wären, dass an Stelle zu Grunde gegangener Sinnesorgane Perlorgane entstünden. Die belegenden Abbildungen werde ich demnächst den Fachgenossen vorlegen können.

Ich betone hier noch ausdrücklich, dass ich niemals in einem Perlorgan, das einen Hornkegel trug, irgend welche Reste von Hautsinnesknospen oder Endhügeln nachgewiesen habe. Vielmehr fand ich stets nur, wie soeben ausgeführt, in der Umgebung von sich rückbildenden Hautsinnesknospen Wucherungen der angrenzenden Epidermiszellen, die auch nach völliger Rückbildung des Sinnesorgans noch als differente Bezirke der Epidermis nachweisbar sind. Ich bin aber nicht der Ansicht, dass alle Perlorgane in der Ontogenie sich an Stelle vorher bestehender Hautsinnesorgane bilden; es ist vielmehr zu bedenken,

dass die Perlorgane der Cyprinoiden sicher sehr alt ererbte Gebilde sind, die sich sehr wohl in der Ontogenie schon als solche anlegen können und nicht mehr eine Hautsinnesknospe zum Vorläufer haben. Damit ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass sie phylogenetisch aus Hautsinnesknospen hervorgingen, worauf eben die Thatsache hinweist, dass Wucherungen der Epidermis um degenerirende Sinnesorgane auftreten. Die Reihenanordnung der Perlorgane wird ebenfalls durch die Ableitung aus Hautsinnesorganen am leichtesten verständlich. Ein solches Organ würde sich demnach nicht direkt aus dem Endhügel oder der Sinnesknospe bilden, sondern aus der Epidermis in deren Umgebung, die bei Rückbildungsvorgängen der Sinnesorgane Wucherungen erkennen lässt. Darin besteht ein sehr bedeutsamer Unterschied gegenüber den Haaren der Säugethiere.

Die zweite Gruppe von Organen, welche Leydig als Vorläufer der Säugethierhaare auffasst, sind die Schenkelporen der Eidechsen. Diese Gebilde wurden schon vor sehr langer Zeit von Leydig beschrieben. Jetzt führt Leydig[1] an, dass sie von den Perlorganen der Fische sich dadurch unterscheiden, »dass an den Porus nach einwärts sich eine Drüse anschließt, die gefächert und ohne Lichtung dicht erfüllt ist mit Zellen, welche jenen der Schleimschicht der Epidermis entsprechen und unter allmählicher Umwandlung übergehen in die homogenen Epidermisplättchen des aus dem Porus hervorstehenden Hornkegels«. Leydig hält eine Vergleichung dieser Organe mit Säugethierhaaren für zulässig in dem Sinne, dass er in ihnen verklebte Haarbüschel sieht. In Bezug auf die Anordnung der Schenkelporen regt Leydig die Frage an, ob nicht in der linearen Anordnung eine Ähnlichkeit mit den Follikeln der Tasthaare bei Säugethieren zu erblicken sei.

Eine genaue Untersuchung der Schenkelporen der Eidechsen hat mich gelehrt, dass sie, wie Leydig auch angiebt, in keiner Weise Drüsen darstellen. Ihre Bildung erfolgt erst sehr spät. Bei Embryonen, die noch keine Schuppenanlagen zeigen, findet sich eine längs der medialen Oberschenkelfläche verlaufende Leiste, über welche die Epidermis ganz unverändert wegläuft. Die Leiste ist bedingt durch Wucherung des unterliegenden Bindegewebes. Auch wenn bei älteren Embryonen Coriumpapillen sich entwickeln und die Epidermis sich diesen Schuppenanlagen anpasst, zeigt sich an den Schuppen des Oberschenkels, welche später die sogen. Schenkelporen beherbergen, keine Andeutung einer epithelialen Einsenkung. Es besteht einfach eine Reihe von Schuppen am Oberschenkel, deren Corium von Blutgefäßen reichlicher versorgt ist als in den angrenzenden Schuppen, und die bindegewebige Grundlage der Schuppe ist erfüllt mit lymphatischen Zellen. Erst kurz ehe die Thiere das Ei verlassen, erscheint in den betreffenden Schuppenanlagen eine leichte epidermoidale Verdickung und Einsenkung. Dieselbe hat aber in ihrem speciellen Bau nicht viel Ähnlichkeit mit der Anlage eines Hautsinnesorgans oder einer Haaranlage. Sie stellt einfach eine reichliche Vermehrung der tieferen Zellen der Epidermis dar, ohne Andeutung einer Stäbchenform der Zellen oder einer meilerartigen Anordnung derselben. Diese Zellwucherung senkt sich in die Coriumpapille hinein,

[1] Integument brunstiger Fische u. Amphibien. Biol. Centralbl. 1892. pag. 217.

mitten zwischen die Massen von Rundzellen, welche diese erfüllen. Der solide Zellzapfen theilt sich dann terminal, oder er wird vielmehr durch die Rundzellen und bindegewebigen Zellen der Coriumpapille in einzelne Zapfen zerlegt. Diese sind durchweg solid und bestehen zuerst aus gleichartigen großen Zellen mit feinkörnigem Plasma und kugeligem Kern. Bei Eidechsen von 6 cm Länge tritt die erste Andeutung der Veränderung dieser Zellen auf, deren Endresultat eine Verhornung in eigenthümlicher Form darstellt. Dieselbe spielt sich genau so ab, wie an der die Schuppen überziehenden glatten Epidermis, nur sind die Zellen größer und der Process ist ein intensiverer. Die Schichtung der Oberhaut bei Sauropsiden ist eine ganz charakteristische und sie zeigt sich bei Eidechsen in ganz typischer Weise (Kerbert, Ficalbi u. A.). Genaueres hierüber werde ich später ausführen. Es ist der Verhornungsprocess ein periodischer. Wenn eine Hornschicht von bestimmter Dicke gebildet ist, deren oberste Zellenlage einen deutlichen gezähnelten Cuticularsaum zeigt, sehen wir, dass dieses Stratum corneum gegen die tiefe Schicht abgegrenzt ist durch eine feine Körnchen enthaltende einfache Zellenlage, und unter dieser bildet sich wieder ein neues Stratum corneum mit Cuticularsaum. Im Bereich der granulirten Zellen erfolgt bei der Häutung bekanntlich die Lösung des alten Stratum corneum. In den Schenkelporen sehen wir, dass der Verhornungsprocess eben so typisch, nur in einfacherer Form sich abspielt. Nach Leydig's Angaben ist der einheitliche Theil eines Schenkelporus erfüllt mit verhornten Zellen, die sich aus den einzelnen Säcken am Grund des Porus vereinigen. In diesem Zapfen aber sehen wir, dass nicht gleichartig verhornte Zellen sich finden, sondern derselbe setzt sich zusammen aus zwei Formen von Elementen, welche in äußerst regelmäßiger Schichtung abwechselnd über einander auftreten. Ich entnehme dieses Bild einer weiblichen Eidechse, die im Juni in Häutung begriffen getödtet wurde. Die Hauptmasse des Zapfens bilden große eiförmige, quer gelagerte Zellen, welche in Schichten angeordnet und ganz verhornt sind. Sie werden getrennt durch Lagen ganz platter Zellen, welche ebenfalls ganz verhornt sind und an der seitlichen Oberfläche der Zapfen schüppchenartig hervortreten. Folgt man diesen beiden Zellformen in die Tiefe des Zapfens, so erkennt man, dass die eiförmigen Elemente in Körnchen enthaltende große Zellen übergehen, welche auch die einzelnen Ausbuchtungen der Epitheleinsenkung ausfüllen. Aber auch in letzterem bilden sie nicht die einzigen Elemente, sondern es finden sich schon hier zwischen den großen Zellen, die im Plasmakörper reichliche Mengen heller Tröpfchen enthalten, platte kleinere Zellen, welche einen abgeplatteten Kern und einen zarten Plasmakörper erkennen lassen. Der letztere lässt einen hellen centralen, den Kern direkt umgebenden und einen dunkler gefärbten peripheren Theil unterscheiden. Der periphere Theil bildet eine Horncuticula der betreffenden Zelle. Gehen wir ganz an die Peripherie der einzelnen Porusausbuchtung, da wo die tiefste Zellschicht sich findet, so sehen wir hier eine Lage platter Zellen mit ovalem Kern und körnig plasmatischem Zellkörper, die kontinuirlich ins Stratum Malpighii der Oberhaut übergehen. An diese Elemente schließt sich sofort die erste Lage großer Körnerzellen an, und darauf folgt die erste Lage platter Zellen mit Horncuticula. Letztere beide Lagen wech-

seln von da an regelmäßig ab. So kommt eine Massenschichtung von sehr regelmäßiger Folge zu Stande, die durchaus dem Charakter der Sauropsidenoberhaut entspricht. Sie zeigt nur die einzelnen Schichten meist durch eine Zellenlage gebildet, die so abwechselnden Schichten folgen sich aber in großer Zahl. In solchem Bau des Gebildes lässt sich wohl keine nähere Ähnlichkeit mit dem Bau eines Säugethierhaares erkennen. Die einzigen Punkte, welche eine Vergleichung gestatten, sind die Tieflagerung und die Verhornung. Leydig sagt denn auch, dass wir hier einfachere Formen eines Haares vor uns hätten. Dies ist aber meines Erachtens einfach Ansichtssache. Verhornungen kommen überall in der Epidermis vor und Tieflagerung von epidermoidalen Organen bilden sich auch bekanntlich in mannigfachster Weise aus. Diese Verhältnisse erhalten nur dann Werth für die Vergleichung, wenn in Verbindung mit ihnen auch ein Bau komplicirterer Art, sowie es sich beim Säugethierhaar jeder Zeit findet, hinzukommt. Der letztere ist aber meines Erachtens nur vorgebildet in den Hautsinnesorganen der niederen Wirbelthiere und wird nicht verständlich aus dem Bau der Schenkelporen der Eidechsen.

Um ferner noch einmal auf die Beziehung der Haare zu der Feder zu kommen, so habe ich den Einwand gegen meine Auffassung erwartet, dass die Federscheiden ebenfalls komplicirte Bildungen seien und mit den Haarwurzelscheiden vergleichbar erschienen. Die Federscheide überzieht bekanntlich die Federanlage als bläuliches Rohr und erst nachdem dieselbe weit über die Haut hervorgewachsen ist, wird die Scheide von der rascher wachsenden Feder durchbrochen. Diese Federscheide besteht aus zwei Schichten, einer oberflächlichen verhornten und einer tieferen körnchenhaltigen Zellenlage. An letztere schließt sich erst die eigentliche verhornende Federfahne und der Schaft an. Letztere durchbrechen die Scheide bald und dann wird diese rasch abgestoßen und verschwindet gänzlich. Wie ist die Bildung dieser Federscheide zu verstehen? Sie ist vollkommen übereinstimmend mit der Schichtenbildung, welche sich auf den Schuppen der Reptilien findet. Bei den Angaben über die Schenkelporen der Eidechse habe ich schon darauf hingewiesen, wie unter dem Stratum corneum nicht direkt eine neue solche Schicht sich bildet, sondern dass darüber zuerst eine körnerreiche Zellschicht auftritt. Unter dieser bildet sich die neue Cuticula mit dem neuen Stratum corneum. Wenn man bedenkt, dass unter der zuerst gebildeten schwachen Hornschicht als neue Lage nicht wieder eine einfache Hornschicht, sondern die intensiv verhornende Feder sich bildet, so wird die Scheidenbildung um die Feder verständlich. Dieselbe darf aber nicht verglichen werden mit den Schichten der Wurzelscheiden des Haares, und zwar aus verschiedenen Gründen. Die Federscheide ist eine sehr rasch vorübergehende Bildung. Sie wird in einem frühen Stadium, gleichsam einem Häutungsprocess abgestoßen. Ihre Bildung ergiebt sich aus dem Bau der Sauropsidenepidermis als naturgemäß. Anders verhält es sich mit der Epidermis der Säugethiere und mit den Haargebilden und ihren Scheiden. Es mag das eine Ergänzung zu meinen früheren Angaben sein und vielleicht ist es geeignet, einige weitere Einwände gegen meine Auffassung der Haare zu beleuchten und zu beseitigen. In der Epidermis der Säugethiere ist die Bildung eines neuen Stratum corneum unter dem

alten, und zwar getrennt von diesem, durch eine Körnerzellenschicht nicht nachweisbar. Die Organe der Vergleichung bieten wohl zunächst die Schuppen, da wo solche bestehen. Es ist bekannt, dass an solchen keine Häutungsvorgänge auftreten. Die Hornschicht, die oberflächlich abgenutzt wird, ersetzt sich kontinuirlich aus der Tiefe weiter, es bestehen niemals abwechselnde Schichten wie bei der Oberhaut der Sauropsiden. Darin stimmt die Oberhaut der Säugethiere völlig überein mit der Oberhaut der Amphibien. Bei diesen Formen kommt es niemals zur Bildung mehrfacher Strata cornea mit trennender Körnerschicht. Es wird also auch niemals unter einer Körnerzellenschicht eine verhornte Zellenlage auftreten, wie dies beim Haare der Fall ist.

Schon Leydig hat auf die Ähnlichkeit der Säugethieroberhaut mit derjenigen der Amphibien hingewiesen. Sie ist nicht nur durch die Art der Schichtung, sondern auch durch die Drüsenbildungen ausgedrückt.

Was das specielle Verhalten der inneren Wurzelscheide des Haares, der Haarscheide, betrifft, so finden wir, dass dieselbe nicht nur während der Dauer des Bestehens eines Haares erhalten bleibt, sondern auch ein sehr intensives Wachsthum zeigt, so lange das Haar wächst. Sie hört aber stets unter der Einmündungsstelle der Talgdrüse in den Haarbalg auf. Hier schilfern ihre Zellen ab und werden abgestoßen, während das Oberhäutchen mit dem Haarschaft in die Höhe wächst. Es besteht aus zwei Lagen verhornter Zellen, deren oberflächliche abschilfert, während die tiefe stets mit der Oberfläche des Haares fest verwachsen ist. Es bleibt noch auf einen wesentlichen Umstand bei der Federbildung hinzuweisen. Der zuerst entstehende Hornschaft der Feder entwickelt sich nicht gleichartig cirkulär um die Federpapille, sondern bildet sich in seiner größten Mächtigkeit an der dorsalen Fläche der schrägliegenden Papille, während die einzelnen Hornstrahlen der Federfahne sich cirkulär darum und eben so um die Unterfläche der Papille dicht zusammengeschlossen ausbilden. Es findet demnach an dem Federschaft hauptsächlich eine starke Verhornung an der dorsalen Fläche der Federpapille statt, und darin gleicht die Feder in ihrem Grundbau wieder der Reptilienschuppe.

Zum Schlusse möchte ich noch einige Thatsachen und Überlegungen allgemeiner Art hier vorführen, welche eine wichtige Stütze für meine Auffassung der Entstehung der Haare aus Hautsinnesorganen darbieten. Die letzteren sind Organe ganz allgemeiner Verbreitung bei sämmtlichen wasserlebenden Wirbelthieren, von Cyclostomen an bis zu den Larven der Amphibien. Wir sehen sie bei Amphibien mit dem Übergang zum Landleben Umbildungen erleiden, welche uns sehr wohl verstehen lassen, wie ein Haar sich aus ihnen bildet. Ja es sind, wie ich mehrfach ausgeführt und stets ausdrücklich betont habe, alle einzelnen Theile eines Haares bei ihnen in einfachster Form vorgebildet. Dass solche Hautsinnesorgane, abgesehen von der verschiedensten specifischen Art ihrer Verwendung, auch den Boden für anders geartete Hautgebilde liefern, erscheint ganz natürlich und verständlich; ich habe mich bemüht, dies für die Haare im Einzelnen durchzuführen. Letztere stellen Organe dar, welche in gleichartiger Verbreitung und Ausbildung der ganzen Gruppe der Säugethiere zukommen. Die Perlorgane sind nur bei ganz

wenigen Gruppen der Knochenfische entwickelt und die Schenkelporen der Eidechsen sind auch nur dieser einen Gruppe der Reptilien eigen. Es erscheint nicht natürlich, anzunehmen, dass solche Organe, die nur so beschränkt in kleinen Abtheilungen größerer Gruppen auftreten, Organe sui generis von vorn herein darstellen, und noch weniger erscheint es mir begründet, sie für die Vorläufer der Haare zu halten. Es ist vielmehr die Frage dahin zu formuliren, ob nicht die Beziehung eine derartige ist, dass die gemeinsame Basis für Perlorgane der Cyprinoiden und Salmoniden, der Schenkelporen der Eidechsen und der Säugethierhaare die Hautsinnesorgane darstellen, derart, dass aus Theilen derselben direkt (Haare) oder nach Verödung und Ausstoßung der Sinnesorgane aus den angrenzenden Epidermiszellen (Perlorgane) die verschiedenen Horngebilde entstanden. Alle haben sich nach eigener Richtung divergent entwickelt, sind darum nicht direkt auf einander beziehbar, treffen aber doch in einem gemeinsamen Boden, den Hautsinnesorganen, zusammen.

Endlich ist hier nochmals auf die Anordnung der Haare hinzuweisen. Die Haare sind theils einzeln stehend, theils, und zwar in den meisten Fällen, sind sie zu Gruppen oder Büscheln vereinigt. In dieser Anordnung lassen sich Ähnlichkeiten mit der Anordnung von Hautsinnesorganen sehr wohl erkennen.

Dieselben betreffen die Reihenanordnung einzeln stehender Sinnesorgane am Kopf von Fischen und Amphibien. Solche bilden Reihen, welche mit den Reihen der Tasthaare am Kopf der Säugethiere vergleichbar sind. Ferner stimmen überein die Gruppen von Haaren am Körper und die Gruppen von Hautsinnesorganen bei Fischen auf den Schuppen, bei Amphibien in der glatten Haut.

Ich bin darauf schon in meiner letzten Mittheilung eingegangen und habe dort auch ausgeführt, in wie weit ich eine solche Vergleichung für zulässig halte. Es fragt sich nur, wie sich die Anordnung der Perlorgane und der Schenkeldrüsen der Eidechsen dazu verhalten. Die Perlorgane stehen am Kopf in Reihen, aber einzeln, am Körper, wo sie auf Schuppen sitzen, ergeben sich Gruppen, welche durch jene bedingt sind. Sie treten demnach, wo sie mit Schuppen zusammentreffen, eben so in topographische Beziehung zu denselben wie die Hautsinnesorgane. Hierin gleichen sich demnach Hautsinnesorgane und Perlorgane und lassen beide eine Vergleichung mit der Anordnung der Haare zu. Es löst sich diese Frage nach meiner Auffassung dahin, dass eben beide letztgenannten Organe allerdings in ganz verschiedener Weise von Hautsinnesorganen ableitbar sind.

Die Reihenanordnung der Schenkelporen der Eidechsen ist hier schwieriger anzuschließen. Ihre Beziehung zu Schuppen als topographische ist aber am einzelnen Organe leicht erkennbar. Leydig bezieht die Reihenanordnung auf die Reihen der Tasthaare bei Säugethieren. Ich beziehe die Anordnung beider auf die Reihenanordnung der Hautsinnesorgane.

Nach allem Dem halte ich auch den Leydig'schen Einwänden gegenüber die Ableitung der Säugethierhaare von Hautsinnesorganen niederer Wirbelthiere aufrecht und behalte mir vor, eine ausführlichere Darstellung dieser ganzen Verhältnisse in Kürze zu geben.

Morphologische Studien an Tunicaten.

Von

Prof. W. Salensky
in Odessa.

II.

Über die Metamorphose der Distaplia magnilarva.

Ein Beitrag zur Geschichte der Metagenesis der Tunicaten.

Mit Tafel XVI—XX und 1 Figur im Text.

Zwischen einigen im Larvenzustande sich ungeschlechtlich vermehrenden Ascidien bietet die von Della Valle[1] entdeckte Distaplia magnilarva wegen der Beziehungen ihrer Entwicklung zur Metagenese der Tunicaten ein hervorragendes Interesse dar. Für mich persönlich wurde die Entdeckung dieser Form von besonderer Wichtigkeit, indem sie meine theoretischen Vorstellungen über die Entstehung der Metagenese bestätigte und mich zur weiteren Bearbeitung dieses Themas anregte. Vor langer Zeit habe ich namentlich aus rein theoretischen Gründen die Vermuthung ausgesprochen[2], dass die Metagenesis der Salpen in einer nahen Beziehung zur Metamorphose der Ascidien steht. Damit wollte ich damals sagen, dass die metagenetischen Tunicaten aus den durch die Metamorphose sich entwickelten Formen entstanden sind. Später[3] habe ich meine Ansicht

[1] Della Valle, Nuove contribuzione alla storia naturale delle Ascidie composite. Mem. delle Reale Ac. dei Lincei. Vol. X.

[2] Salensky, Über die Entwicklung des Hodens und über den Generationswechsel der Salpen. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXX. Suppl.

[3] Salensky, Beiträge zur embryonalen Entwicklung des Pyrosoma. Zool. Jahrbücher. Bd. V.

genauer aus einander gesetzt und in Übereinstimmung mit Della Valle und Ulianin auf die Wichtigkeit der Vermehrungsvorgänge der Distaplialarven für die Frage über die Entstehung der Metagenesis hingewiesen. Da aber die Metamorphose der Distaplia bis heut zu Tage noch nicht so vollständig untersucht wurde, um die theoretisch sehr wichtige Frage aufklären zu helfen, so habe ich meinen Aufenthalt in der Zool. Station zu Neapel im Winter des Jahres 1891/92 benutzt, um die Metamorphose und die Knospungsvorgänge dieser interessanten Ascidienform genauer zu untersuchen. Bevor ich zur Beschreibung der Ergebnisse meiner Untersuchungen übergehe, will ich die wichtigsten Angaben meiner Vorgänger besprechen.

Der Entdecker der eigenthümlichen Fortpflanzung der Distaplia, Prof. Della Valle, giebt eine ziemlich knappe Darstellung des Baues der Knospen und der Knospungsvorgänge. Er hat nachgewiesen, dass die Knospen der Distaplialarve aus einer Ausstülpung (estroflessioni) entstehen, welche hinter dem Endostyl auftreten und ihrer Stellung nach dem Keimstock der Pyrosomen vollkommen entsprechen[1] sollen. Unter den Organen, deren Bildung er beschreibt, ist es besonders der Kiemendarmapparat, an welchem er sich am längsten aufhält. Die anderen Organe, wie das Nervensystem, das Perikardium mit dem Herzen, sind von ihm gar nicht berührt. Ich muss dabei bemerken, dass die von Della Valle beobachtete Serie der Knospenstadien überhaupt sehr ungenügend zu sein scheint, um als Grund für eine detaillirte Darstellung der Organogenese dienen zu können.

Über die Metamorphose der Larve und überhaupt über das Schicksal der letzteren findet man bei Della Valle sehr wenige Angaben; er hat überhaupt die regressive Metamorphose der Larve gar nicht beobachtet und hat desswegen irrthümlich eine direkte Verwandlung des Larvenleibes in ein Individuum der jungen Kolonie angegeben. In Bezug auf die Bildung der Kolonie kommt Della Valle zu dem Schluss, dass alle Knospen der Kolonie aus den ersten Ausstülpungen (primitive estroflessioni) der Larve resp. aus der ersten Knospe entstehen sollen.

Die Ergebnisse der Untersuchungen von Ulianin[2] stimmen mit denen von Della Valle nicht überein. Anstatt einer Ausstülpung

---

[1] Della Valle, l. c. pag. 16.

[2] Ulianin, Über die Metamorphose der Distaplia. Zool. Anz. Bd. VIII.

(estroflessione), welche nach Della Valle von der Larve sich abtrennt und in die Knospen sich theilt, fand Ulianin einen »Stolo prolifer«, von dem sich rasch auf einander mehrere (bis vier) wurstförmige Knospen abschnüren, die ähnlich wie die Urknospen des Doliolum einer selbständigen Fortbewegung fähig sind. Diese Knospen wandern von dem Stolo prolifer in den Mantel der Larve hinein und beginnen sich zu theilen (Zool. Anzeiger Bd. VIII pag. 41). Ulianin bestreitet die Angabe von Della Valle, dass »alle in einer Kolonie sich neu entwickelnden Individuen aus der Knospe entstehen, die von der zur Gründung der Kolonie dienenden Larve sich abgeschnürt hat.

Was den Ursprung der im Laufe der Entwicklung der Kolonie auftretenden Knospen anbetrifft, so ist es sehr wahrscheinlich, dass dieselben durch die Knospung der ausgewachsenen Individuen der Kolonie entstehen. Obwohl die Entwicklung dieser Knospen bis jetzt noch gar nicht bekannt ist, so kann man einerseits nach der Analogie mit der Knospung der Larven von Distaplia, andererseits nach der Analogie mit der Knospung anderer Tunicaten vermuthen, dass diese Knospen vom Leibe der ausgebildeten Individuen sich abtrennen. Indem Ulianin die Möglichkeit der Knospung der ausgewachsenen Individuen nicht beachtet, hat er für die Erklärung des Wiedererscheinens neuer Knospen in der wachsenden Distapliakolonie eine eigenthümliche Hypothese erdacht. Er lässt namentlich zu, »dass einige Knospen der Larven, die aus den in einer Kolonie abgelegten Eiern sich ausbilden, bevor die Larven aus der Kolonie ausschlüpfen, aus dem Mantel der Larve in den gemeinsamen Mantel der Kolonie überwandern und hier auch bleiben« (Ulianin, l. c., pag. 42). Obwohl die Knospen der Larve, sowie die der ausgebildeten Kolonie, in großem Grade lokomotionsfähig sind, so können sie ihre Bewegung nur in den Grenzen des Cellulosemantels, und zwar nur im Inneren der nach außen zugeschlossenen Cellulosekanäle, ausüben. Die Cellulosesubstanz selbst scheint einen großen Widerstand für die Bewegung der Knospen zu bilden, auch habe ich nie eine aus den Cellulosekanälen austretende Knospe gesehen. Dieser Widerstand übertrifft wahrscheinlich ihre Kräfte, da weder meine Vorgänger noch ich die Knospen auf der äußeren Oberfläche der Larve gesehen haben. Ulianin zieht seinen Schluss nicht aus der unmittelbaren Beobachtung, sondern aus der Analogie der Distaplia mit dem Doliolum, und führt zur Stütze seiner Hypothese an, dass er einige Knospen gesehen hat, »die ganz nahe an der Oberfläche des Mantels

der Larve ihre Lage hatten«. Solche Fälle habe ich auch beobachtet und kann die Angaben Ulianin's vollkommen bestätigen; doch sehe ich darin noch keinen Grund, um daraus auf die Auswanderung der Knospen schließen zu dürfen.

In Übereinstimmung mit der Auffassung Ulianin's betrachtet auch Lahille[1] die Auftreibung des Larvenleibes, aus welchem die Knospe entsteht, als einen Stolo und vergleicht denselben mit dem Stolo prolifer der Pyrosoma. Er bringt aber keine weiteren Beweise dafür und behandelt überhaupt das Thema ziemlich oberflächlich.

Meine eigenen Untersuchungen waren an ein Paar geschlechtsreifen Kolonien der Distaplia ausgeführt, von denen eine eine bedeutende Anzahl von Larven ausgeworfen hat, welche im Aquarium sich aufgesetzt haben und während vier Monaten ganz vorzüglich lebten. Während dieser Zeit hat die Entwicklung der Kolonie nur das Stadium erreicht, welches von Della Valle beschrieben und auf seiner Fig. 4 und 4′ abgebildet war. Eine solche Kolonie, welche aus einem ausgebildeten Individuum und aus mehreren Knospen bestand, stellt den höchsten Entwicklungspunkt dar, bis zu welchem man jetzt die Distaplien künstlich erzog. Da aber alle gezüchteten Kolonien vollkommen gesund waren, so wäre es vielleicht möglich, bei einer längeren Kultur der aufgesetzten Larven auch die weiteren Stadien zu bekommen. Leider disponirte ich über keine Zeit zu diesen Versuchen und musste mich mit den gewonnenen Resultaten begnügen. Ich war dabei im Stande, die Entwicklung der ersten Knospen genau zu verfolgen, musste aber auf die Frage über die Entstehung der ersten Genitalorgane verzichten.

Die Methode, welche ich angewandt habe, ist dieselbe, welche ich in meinen Aufsätzen über die Bildung des Cellulosemantels[2] und des Nervensystems[3] der Distaplia beschrieben habe. Sie besteht in der Konservirung der Embryonen resp. Larven in Davidoff'scher Flüssigkeit und in der Färbung mit dem P. Mayer'schen Hämalaun; mit der letzterwähnten Farbe habe ich die Schnitte aus den Larven und kleinen Kolonien imprägnirt, welche vorher in toto mit Boraxkarmin gefärbt wurden. Man erzielt damit ausgezeichnete Präparate, die wohl in Bezug auf die Deutlichkeit der Elemente und auf die

[1] Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. 1890.

[2] Salensky, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten etc. (Festschrift für Leuckart).

[3] Salensky, Morphologische Studien an Tunicaten. I. Morph. Jahrbuch. Bd. XX. pag. 48.

Kernfärbung diejenigen, welche nur mit Boraxkarmin allein gefärbt waren, bei Weitem übertreffen.

Bevor ich zur speciellen Betrachtung der Entwicklungsvorgänge der Distaplia übergehe, will ich ein Paar Worte über den Entwicklungsgang dieser Ascidie im Allgemeinen hinzufügen. Es ist bekannt, dass schon während des embryonalen Lebens auf der Bauchseite des Embryo eine kleine Ausstülpung des Ektoderms und des Entoderms auftritt, welche die Anlage der ersten Knospe darstellt. Diese stoloförmige Knospe schnürt sich bald vom Leibe des Embryo ab, gelangt in die Cellulosehülle des letzteren und fängt an, sich zu theilen. In Folge dessen besteht die eben ausgeschlüpfte Larve aus dem eigentlichen Larvenleib und einigen (bis drei, wie ich es wenigstens beobachtet habe) Knospen, die durch die Lücken der Cellulosehülle wandern und sich endlich in der Nähe des Fixationsapparates ansammeln. Die ausgeschlüpfte Larve setzt sich an den Wänden des Aquariums mittels ihres Fixationsapparates fest und verliert dabei ihren Schwanz, welcher wahrscheinlich nicht eingezogen, wie es bei den anderen Ascidien geschieht, sondern ganz einfach abgeworfen wird. Es ist mir leider nicht gelungen, den ganzen Process des Abwerfens des Schwanzes unmittelbar zu beobachten; ich erlaube mir doch diese Behauptung auszusprechen, und zwar desswegen, weil ich niemals eine Spur des Schwanzes im Leibe der festgesetzten Larve getroffen habe, während sonst bei den übrigen Ascidien die Trümmer der Muskeln und der Chorda des Schwanzes noch lange Zeit nach dem Festsetzen der Larve entdeckt werden können. Die Vorgänge, die bei der festgesetzten Larve sich abspielen, sind zweierlei Art: sie bestehen namentlich einerseits in dem Zerfall des Larvenleibes, andererseits im Wachsthum und in der Ausbildung der Knospen, oder besser gesagt einer Knospe, welche schließlich die Stelle des verschwundenen Larvenleibes einnimmt und das erste Individuum der Kolonie bildet.

Indem ich diesem allgemeinen Entwicklungsschema bei meiner Darstellung folgen werde, will ich für die bessere Orientirung mit der Beschreibung des anatomischen Baues der Larve beginnen; derselben wird dann die Beschreibung anderer Vorgänge: der Bildung der ersten Knospe, der Degenerationsvorgänge der Larve und der Ausbildung der Knospen folgen. Da die Degenerationsvorgänge bei allen Ascidien vorkommen und theilweise in der Zerstörung einzelner Organe (z. B. des Larvenschwanzes) bestehen, theilweise viel tiefer eingehen (z. B. die Zerstörung der Individuen beim Botryllus), so will

ich zum Vergleich mit derselben auch einige Beobachtungen über Degenerationserscheinungen bei den anderen Ascidien hier mittheilen.

1. Über den anatomischen Bau der Larve.

Die Larve der Distaplia magnilarva (Fig. 1), welche durch ihre enorme Größe von den Larven anderer Ascidien sich auszeichnet, besteht aus einem ovoiden, etwa 2 mm langen Körper und aus einem Schwanze, welcher ungefähr dieselbe Länge besitzt. Die ovoide Gestalt des Larvenkörpers ist eigentlich durch die Cellulosehülle bedingt, welche ziemlich lose den eigentlichen Körper umgiebt. Die Gestalt des eigentlichen, durch das Ektoderm begrenzten Larvenkörpers ist unregelmäßig, indem dieselbe auf der Bauchseite einen ziemlich ansehnlichen Vorsprung für die Aufnahme der Eingeweide — den Eingeweidesack — (Fig. 18 *Ews*) bildet, welcher nach vorn in zwei Röhren ausläuft, die zusammenfließen und in einen stark entwickelten und ziemlich komplicirt gebauten Fixationsapparat (Fig. 18 *St, Bls, Sn*) übergehen. Auf der Sagittalebene der Rückenseite liegen die beiden Leibesöffnungen, der Mund (*Mn*) und die Kloakalöffnung (*Clo*), zwischen denen die Gehirnblase eingelagert ist, dessen Augenpigment durch die Körperbedeckungen hindurchschimmert. Die beiden Öffnungen sind durch je fünf tentakelförmige Zapfen geziert.

Das Ektoderm begrenzt eine geräumige Höhle, in welcher der Kiemensack mit den beiden Peribranchialhöhlen und dem Darmkanal sich befindet. Diese Höhle, welche der primitiven Leibeshöhle vollkommen entspricht, enthält viele Zellen, von denen einige dotterreich sind, die anderen aus einem feinkörnigen Plasma bestehen. Diese Zellen, welche dem prägastralen Entoderm von Davidoff entsprechen (dotterreiche Zellen), nehmen in den frühen Stadien einen bedeutenden Antheil bei der Bildung des Cellulosemantels, indem sie aus der Leibeshöhle auswandern[1]. Die Auswanderung hört auch in den späteren Stadien nicht auf; auch die Mesenchymzellen tragen in nicht geringem Grade zu der definitiven Ausbildung des Cellulosemantels bei.

Der Bau des Cellulosemantels der Larve wurde von mir in dem eben citirten Aufsatze kurz beschrieben; ich habe daselbst auch die Angaben meiner Vorgänger (Della Valle und Lahille)

[1] Vgl. Salensky, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten bei der Entwicklung der Synascidien (Festschrift für Leuckart. pag. 110—116).

referirt. Da aber der Bau dieses Organs für das Verständnis einiger postembryonaler Vorgänge sehr wichtig ist, und da ich in dem oben citirten Werke hauptsächlich die Entwicklung des Cellulosemantels in Aussicht gestellt hatte, so will ich hier einige weitere Bemerkungen über den Bau dieses Organs in seinem definitiven Zustande hinzufügen.

Der Cellulosemantel der Distaplia gehört seinem Bau nach zu dem Typus derjenigen Organe, welche man als lakunär bezeichnen könnte. Außer der Distaplia ist dieser Bau auch für manche andere Synascidien (z. B. bei den Diplosomiden) charakteristisch. Der Hauptcharakter dieses Typus besteht darin, dass die Cellulosesubstanz in Form eines aus feinen Lamellen bestehenden Netzwerkes auftritt, welches ein ganzes System der mit einander in Verbindung stehenden und mit heller Flüssigkeit erfüllten Lakunen abgrenzt. Durch meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen glaube ich bewiesen zu haben, dass diese Lakunen aus den Kalymmocyten in Folge der Vacuolisirung der letzteren entstehen. In den ersten Entwicklungsstadien liegt die Celluloseschicht dem Ektoderm dicht an und wird selbst durch die Erhärtungsmittel von dem letzteren nicht abgetrennt. Zum Schluss der embryonalen Entwicklung wird diese Verbindung immer locker, so dass an den mit angegebenen Reagentien (Sublimat + Essigsäure) behandelten Präparaten zwischen dem eigentlichen Larven- resp. Embryonalleib und dem Cellulosemantel eine Höhle nachgewiesen werden kann, in welcher der Larvenleib ziemlich frei liegt. Diese Cellulosehöhle enthält Zellen, welche denjenigen der Leibeshöhle vollkommen gleich sind und als ausgewanderte Mesenchymzellen betrachtet werden müssen. Da im Inneren des Cellulosemantels auch mehrere solche Zellen angetroffen werden können, so lässt sich daraus schließen, dass die aus der Leibeshöhle ausgewanderten Zellen in die Cellulosesubstanz eindringen und dass dies der Endzweck ihrer Auswanderung ist.

Die innere Schicht des Cellulosemantels bei den ausgebildeten Embryonen und bei den Larven unterscheidet sich ziemlich scharf von den äußeren dadurch, dass sie aus einer kompakten Cellulosesubstanz besteht (Fig. 2—2 *c*, *Inc*). Dieselbe soll im lebendigen Zustande ziemlich weich sein, sonst könnte man das Eindringen der eben erwähnten Zellen nicht erklären. An den gefärbten Präparaten tritt diese Schicht besonders scharf hervor, indem sie viel intensiver als die übrigen Schichten sich färbt. In Bezug auf die Bildungsgeschichte der in Rede stehenden Schicht kann ich nicht Vieles

mittheilen. Ich vermuthe, dass dieselbe durch die Ausscheidung der dotterreichen, in den Cellulosemantel einwandernden Mesenchymzellen entsteht. Dafür spricht wenigstens die vollkommene Übereinstimmung in der Lage und in der Form der Zellenlage und der unteren Celluloseschicht, welche nach außen resp. zu den schwammig gebauten Schichten des Cellulosemantels in kleine zapfenförmige Hervorragungen sich auszieht, welche den inneren Enden der Zellen vollkommen entsprechen.

Die zelligen Elemente, die man in dem Cellulosemantel antrifft, gehören zu drei verschiedenen Arten, die ihrem Ursprung nach von einander sich unterscheiden. Erstens sind es die von mir in dem eben citirten Werke beschriebenen Zellen der Celluloselakunen, welche aus den Kalymmocyten entstehen und die primitiven Elemente der Celluloseschicht darstellen. Dieselben liegen der Wand der Celluloselakunen dicht an und bestehen aus einer geringen Quantität von Protoplasma und aus einem ovalen Kern. Aus der Entwicklungsgeschichte des Cellulosemantels geht hervor, dass jede Celluloselakune eigentlich eine Zelle resp. ein Kalymmocyt darstellt, dessen Inhalt in eine homogene Flüssigkeit verwandelt ist und dessen Protoplasma mit dem dazu gehörigen Kern wandständig gelegen ist.

Es sei hier bemerkt, dass die an dem Embryo angehefteten Kalymmocyten auch in den letzten Stadien der embryonalen Entwicklung angetroffen werden können. Sie liegen (Fig. 4 *A*, *Kmc*) immer auf der äußeren Oberfläche des Cellulosemantels und haben die Form, welche ich in den ersten Entwicklungsstadien des Cellulosemantels beschrieben habe (vgl. meinen Aufsatz: Über die Thätigkeit der Kalymmocyten etc.). Sie sind abgeplattet, bestehen aus einem hellen Protoplasma und aus einem Kern und liegen der Oberfläche des Cellulosemantels dicht an. Das Vorkommen der Kalymmocyten in den Schlussstadien der embryonalen Entwicklung der Distaplia weist darauf hin, dass die Bildung des Cellulosemantels aus den Kalymmocyten bis zu den letzten Entwicklungsstadien fortdauert und wahrscheinlich erst dann aufhört, wenn die letzten Kalymmocyten dazu verbraucht werden.

Die zweite Form der Zellen, die in dem Cellulosemantel, und zwar in der inneren Schicht desselben vorkommen, stellen große, verschieden geformte Zellen dar, welche sich hauptsächlich durch ihr körniges Protoplasma auszeichnen. Untersucht man die Querschnitte durch die Larve genauer, so kann man die Natur dieser

Zellen leicht bestimmen. Im Inneren der primitiven Leibeshöhle trifft man namentlich genau dieselben Zellen an, und dies legt die Vermuthung nahe, dass die großen körnigen Zellen der Celluloseschicht nichts Anderes als ausgewanderte Mesenchymzellen sind und dass die Auswanderung der letzteren bis auf die letzten Entwicklungsstadien des Embryo fortdauert. Dieser Schluss findet seine Bestätigung darin, dass in den Schnitten oftmals die verschiedenen Auswanderungsstadien der Mesenchymzellen an einer und derselben Stelle des Schnittes vorkommen. Ein gutes Beispiel davon stellt die Fig. 4 dar. Zwischen den verschiedenen Zellen, die auf dieser Abbildung gezeichnet sind, befinden sich zwei (Fig. 4 *a* und *b*) noch in der Cellulosehöhle und liegen dort dem Cellulosemantel dicht an. Die dritte von diesen Zellen befindet sich eben im Stadium der Einwanderung in die Cellulosesubstanz, indem die eine Hälfte bereits in derselben liegt. Die vierte von der auf demselben Präparat liegenden Zelle (Fig. 4 *d*) ist schon vollständig in der Celluloseschicht eingebettet. Man trifft endlich in den verschiedenen Stellen des Cellulosemantels mehrere ovale, in die Länge gezogene, mit einigen pseudopodienartigen Fortsätzen versehene, verschieden gestaltete Zellen an, die ziemlich weit von der unteren Celluloseschicht liegen. Die Form dieser Zellen weist auf ihre Lokomotionsfähigkeit hin und lässt sich nur durch die Annahme erklären, dass dieselben im Inneren des Cellulosemantels sich bewegen können. Ich habe sie immer im Inneren der Cellulosesubstanz und sehr selten im Inneren der Celluloselakunen beobachtet und schließe daraus, dass sie viel besser durch die weiche Cellulosesubstanz als durch die Lakunenflüssigkeit sich zu bewegen im Stande sind.

Die dritte Art der Zellen bilden die Pigmentzellen, welche die Färbung der Larve sowie die der ausgebildeten Kolonie bedingt. Sie entstehen ebenfalls aus den Mesenchymzellen. Im Inneren der Leibeshöhle befinden sich zwischen den ungefärbten körnigen Zellen auch solche, deren Protoplasma pigmentirt ist. Das Pigment ist in Form von kleinen Körperchen abgelagert und ist, wie dasjenige der ausgebildeten Distapliakolonien, in Spiritus nicht löslich; desswegen kann man solche Pigmentzellen in den Schnitten aus den in Spiritus konservirten Präparaten leicht unterscheiden. Dieselben Pigmentzellen, die man in der Leibeshöhle findet, trifft man zu gleicher Zeit im Inneren des Cellulosemantels sowie auch manchmal in der Cellulosehöhle an, und dieser letztere Umstand kann als eine

Hinweisung auf die Einwanderung der Pigmentzellen ins Innere des Cellulosemantels betrachtet werden.

Der Fixationsapparat der Distaplialarven stellt ein ziemlich komplicirtes Gebilde dar. Er besteht aus drei Theilen: 1) aus saugnapfförmigen Organen (Fig. 18 *Sn*), die eigentlich als Drüsen funktioniren und das Sekret bilden, mittels welchem die Larve beim Anfang der Metamorphose sich befestigt; 2) aus einem halsförmigen Trichter (Fig. 18 *Ftr*), welcher die saugnapfförmigen Organe mit dem vorderen Theil der Larve verbindet und 3) aus zwei mit einander zusammenfließenden Röhren (*St*), die zur Kommunikation der saugnapfförmigen Organe mit dem Eingeweidesack dienen. Alle diese Theile bestehen ausschließlich aus dem Ektoderm und ihre Höhlen sind die Fortsetzungen der primitiven Leibeshöhle; desswegen können alle im Inneren der Leibeshöhle sich befindenden Zellen in die saugnapfförmigen Organe gelangen.

Die saugnapfförmigen Organe (*Sn*), welche den wesentlichen Theil des Fixationsapparates darstellen, sind in der Dreizahl vorhanden; eines von denselben ist auf der Bauchseite, die beiden anderen sind auf der Rückseite gelagert. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass auch auf der Bauchseite zwei solche Organe ursprünglich vorhanden waren, von denen nur eines zur vollen Ausbildung gelangt ist. Dafür spricht namentlich der Umstand, dass auf der Bauchseite eine blasenförmige Auftreibung des Ektoderms auftritt (Fig. 1, 2, 18 *Bls*), welche derjenigen der saugnapfförmigen Organe vollkommen entspricht, doch der eigentlichen saugnapfförmigen Drüse entbehrt.

Jedes saugnapfförmige Organ stellt eine Ektodermeinstülpung dar, aus deren Boden eine zapfenförmige, aus drüsigen Zellen bestehende Papille hervorragt. Die äußeren Ränder der Einstülpung biegen sich faltenartig nach außen und gehen in das Ektoderm über. Jeder Saugnapf ruht auf einem kleinen halsförmigen Rohre, welches sich nach hinten blasenförmig erweitert. Diese Saugnapfblasen stehen mit dem erwähnten Trichterrohr und mit dem Stolo, welcher aus dem Eingeweidesack entsteht, in Verband. Die ziemlich komplicirte Struktur der saugnapfförmigen Organe ist durch die weiteren Differenzirungsvorgänge derselben bedingt. Die erste Anlage derselben unterscheidet sich gar nicht von der Form, in welcher man sie bei den anderen Ascidien antrifft. Die saugnapfförmigen Organe treten zunächst als scheibenförmige Verdickungen des Ektoderms auf, welche sich darauf einstülpen und eine schalenförmige Gestalt annehmen.

Die im Centrum der Schale liegenden Ektodermzellen, welche höher als die anderen und von cylindrischer Gestalt sind, verwandeln sich in Drüsenzellen und stellen die eben erwähnte Papille dar. Erst nachdem die saugnapfförmigen Organe angelegt sind, fangen auch die übrigen Theile des Fixationsapparates an, sich zu bilden. Der vordere Theil der Körperbedeckung der Larve schnürt sich halsförmig aus, es bildet sich in dieser Weise der Trichter, welcher sich in der Mitte erweitert und den Ursprung der blasenförmigen Aussackungen giebt.

Die eben betrachteten Entwicklungsvorgänge des Fixationsapparates der Distaplia, obwohl sie sehr komplicirt erscheinen, sind doch mit denjenigen anderer Synascidien ziemlich gleich. Bei allen Ascidien bilden sich zuerst die saugnapfförmigen Organe, nur gelangt bei ihnen die Differenzirung der angelegten Organe nicht bis zur Bildung der blasenförmigen Säcke und des Trichters, welche beide für Distaplia charakteristisch bleiben. Was die histologische Struktur der saugnapfförmigen Organe anbetrifft, so bestehen die Wände derselben aus ziemlich flachen und kleinen Ektodermzellen, die nur in der Drüsenpapille eine cylindrische Gestalt annehmen.

Die Verbindung der saugnapfförmigen Organe mit dem Larvenleibe ist bei der Distaplia durch zwei Einrichtungen vollzogen. Erstens ist es der trichterförmige basale Theil des ganzen saugnapfförmigen Apparates, durch welchen alle drei saugnapfförmigen Organe nebst den dazu gehörenden Blasen mit dem vorderen Theil des Embryonalleibes sich verbinden (Fig. 1, 18 *Ftr*). Diese Abtheilung des Fixationsapparates will ich als Trichter bezeichnen. Zweitens ist es ein röhrenförmiges Gebilde, welches zwischen den saugnapfförmigen Organen und dem Eingeweidesack verläuft und zur Verbindung beider genannten Organe dient. Dieses Verbindungsrohr ist dem Stolo anderer Ascidien sehr ähnlich und desswegen will ich für dieses diesen Namen beibehalten. Die beiden erwähnten Verbindungseinrichtungen sind ihrem Ursprung nach verschieden. Die Bildung des Trichters haben wir eben erwähnt. Der Stolo bildet sich etwas später und ganz unabhängig von den übrigen Theilen des Fixationsapparates. Er ist namentlich mit dem Eingeweidesack zusammen angelegt. Der Eingeweidesack entsteht in Form einer Ausstülpung der Körperwandung, welche durch rinnenförmige Vertiefungen des Ektoderms seitlich und von vorn begrenzt ist. Die seitlichen Vertiefungen setzen sich nach vorn fort und trennen eine axial gelegene halbcylindrische Ausstülpung der Körperwand ab. Dieselbe

stellt nun die erste Anlage des Stolo dar. Durch das Zusammentreffen der beiden rinnenförmigen Vertiefungen verwandelt sich diese Ausstülpung in ein Rohr, welches in der angegebenen Weise immer weiter und weiter nach vorn wächst und schließlich die saugnapfförmigen Organe erreicht und mit denselben zusammenfließt. Zuerst ist dieses Rohr einfach, später spaltet es sich, wahrscheinlich in Folge des Wachsthums des anliegenden Cellulosemantels, in zwei Rohre, die aber nur im mittleren Theile des Stolo von einander getrennt sind; vorn und hinten bleibt das Rohr einfach. Ich habe diesen Röhren die Bezeichnung »Stolonen« aus dem Grunde gegeben, weil sie den Stolonen der ausgebildeten Distapliakolonie vollkommen entsprechen. Sie bilden sich namentlich als hohle Fortsätze der Leibeswand: ihre Höhle ist nichts Anderes als die Fortsetzung der primitiven Leibeshöhle der Larve; sie enthalten, wie die Nährstolonen der ausgebildeten Kolonie, die Leibesflüssigkeit, in welcher eine große Menge von freibeweglichen Mesenchym- resp. prägastroentodermalen Zellen schwimmen. Endlich sind sie auch durch ihre weitere Ausbildung den Nährstolonen der ausgebildeten Kolonie vollkommen ähnlich, indem sie, wie diese letzteren, in Form eines einfachen Rohres angelegt sind, welches später in zwei Rohre sich spaltet.

Das Muskelsystem der Distaplialarven scheint viel komplicirter als bei den ausgebildeten Ascidien gebaut zu sein. Außer der ansehnlichen Menge der Muskelfasern, welche in longitudinaler und transversaler Richtung verlaufen und die Körpermuskulatur bilden, finden sich specielle Muskelbündel, die transversal gelagert sind und in einer gewissen Beziehung zum Endostyl und Kiemensack und zur Kloakalhöhle stehen. Diese Muskeln sind immer paarweise angeordnet und ziehen sich von der Bauch- zur Rückenseite der Larve durch die primitive Leibeshöhle hindurch. Ich konnte drei Paar solcher Muskeln unterscheiden. Eines davon verläuft der Länge des Endostyls an den Rändern dieses Organs und kann als Endostylmuskel bezeichnet werden. Dasselbe ist auch bei den ausgebildeten Distaplien vorhanden und wurde von LAHILLE beschrieben. Die beiden anderen Paare liegen im hinteren Theile der Leibeshöhle, verlaufen in transversaler Richtung von der Rückenseite nach der Bauchseite der Larve und sind mit ihren Bauchenden zusammengeflossen, ihre mittleren Theile sind aber von einander getrennt.

Der Kiemendarmapparat besteht aus folgenden Theilen: 1) aus der Mundhöhle, die sich nach außen durch den Mund

öffnet, nach innen durch die sog. pericoronale Rinne von dem Kiemensacke abgetrennt ist; 2) aus dem Kiemensacke, der mit den beiden Peribranchialhöhlen in Zusammenhang steht; 3) aus dem Darmkanal, welcher von der Bauchwand des Kiemensackes beginnt, einen ziemlich weiten Bogen macht, sich nach der Rückenseite begiebt, um sich dort in die kloakale Höhle zu öffnen.

Die Mundöffnung ist bei Distaplia bekanntlich durch sechs tentakelförmige Lappen umgeben, von denen drei größer als die anderen sind. Der Unterschied in der Größe hängt davon ab, dass die größeren viel früher als die kleineren erscheinen und folglich mehr als die letzteren ausgewachsen sind. Die Mundhöhle ist bei den Embryonen und Larven von der Celluloseschicht verstopft; das Eindringen des Cellulosemantels in die Mundhöhle scheint bei den Synascidien ziemlich verbreitet zu sein: dasselbe wurde von Maurice beim Fragaroides[1] und von mir[2] bei Pyrosomen beschrieben. Die Höhlen der Mundtentakel sind durch die Mesenchymzellen erfüllt, welche eine Art Bindegewebe bilden.

Die eigenthümliche, scheinbar bei allen Ascidien vorkommende sog. pericoronale Rinne wurde auch bei den Distaplialarven von Lahille[3] (sillon anterieur) gefunden und ausführlich beschrieben. Meine Befunde stimmen mit denen des französischen Forschers nicht ganz überein. Lahille beschreibt namentlich die präcoronale Rinne als eine schmale Furche, die durch zwei lippenförmige Ausbuchtungen der Mundhöhlenwand begrenzt ist, welche er als obere resp. untere Lippe bezeichnet. Meinen Untersuchungen zufolge stellt die pericoronale Rinne einen etwas mehr komplicirten Bau vor, als er von Lahille angegeben wurde. Betrachtet man die Mundöffnung von oben (Fig. 5), so bemerkt man leicht, dass dieselbe durch drei koncentrisch verlaufende Ringe umgeben ist. Der innere von diesen liegt genau unter der Basis der Tentakeln und ist ziemlich breit; der zweite oder der mittlere ist eine Strecke weiter gelegen und ist von allen dreien am schwächsten entwickelt; der äußere endlich, welcher auch der breiteste ist, entspricht namentlich demjenigen, welcher in den Lahille'schen Abbildungen als Silon anterieur bezeichnet ist (vgl. Fig. 82 von Lahille, l. c., pag. 161). Diese an

[1] Maurice, Etude monographique d'une espèce d'Ascidie Composé. Arch. de Biologie. 1888.

[2] Salensky, Beiträge zur embryonalen Entwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrbücher. Bd. V.

[3] Lahille, l. c. pag. 168.

den unverletzten Larven gewonnenen Ergebnisse stimmen mit den Schnittbildern vollkommen überein. Die sog. pericoronale Rinne stellt bei der ausgebildeten Larve keine einfache Rinne dar, sondern ist eigentlich aus zwei Rinnen zusammengesetzt, welche zwischen den drei erwähnten Ringen sich befinden (Fig. 7 *pcr*). Die Ringe selbst erweisen sich an den Schnitten als Faltungen der Mundhöhlenwand, von denen die zwei äußeren aus einer verdickten, die mittlere aus abgeplatteter Epithelschicht bestehen. In den jüngeren Stadien, wo im Inneren der Mundöffnung noch keine Cellulose eingedrungen ist, findet man nur zwei äußere Ringfalten, die mittlere bildet sich erst später. Desswegen kann man die beiden pericoronalen Rinnen als eine später entstandene Differenzirung der primitiv einfachen Rinne betrachten.

In Bezug auf die physiologische Funktion der pericoronalen Rinne herrscht überhaupt eine Ansicht, dass dieselbe als Hilfsorgan bei der Schluckfunktion dient. Dieser Ansicht, nach welcher die pericoronale Rinne mit dem Endostyl in physiologischer Beziehung gleich ist, wurde von Julin[1] und Maurice[2] beigetreten. Der Erstere von den beiden erwähnten Forschern hat in der pericoronalen Rinne die Schleimzellen gefunden. Keiner von den früheren Beobachtern erwähnt die Beziehungen der pericoronalen Rinne, sowie des Endostyls zum Nervensystem. Dies hängt freilich davon ab, dass die einfachen sowie die zusammengesetzten Ascidien in ihrem ausgebildeten Zustande keine zur Untersuchung der Vertheilung des peripherischen Nervensystems geeignete Objekte darstellen. Die Larven der Distaplia magnilarva sind im Gegentheil zu solchen Untersuchungen sehr empfehlenswerth und man kann durch sehr einfache Manipulationen in der sehr reichen Innervirung der pericoronalen Rinne bei diesen Thieren sich überzeugen. Bei der Betrachtung der gefärbten und aufgehellten Exemplare (Fig. 5) treten die Nerven sehr scharf zu Tage; die tiefe Aufstellung des Mikroskoptubus ist genügend, um ein ganzes Bündel der unter der Sinnesblase austretenden und sich zu der pericoronalen Rinne begebenden Nerven zu beobachten (Fig. 5 *pcN*). Der Ursprung dieser pericoronalen Nerven, wie man sie nennen könnte, tritt noch deutlicher in den longitudinalen Schnitten hervor (Fig. 6). Es ist daraus erkenntlich, dass die Nerven aus dem Gehirnganglion entstehen (Fig. 6 *Gg*, *pcN*), in ihrem Verlauf

[1] Julin, Recherches sur l'organisat. des Ascid. simples. Archives de Biologie. T. II.

[2] Maurice, l. c.

sich verästeln und endlich in die Epithelschicht der pericoronalen Rinne eingehen. Wie sie dort endigen, ist mir trotz vieler Bemühungen unbekannt geblieben. Ich konnte immer sowohl an den totalen Ansichten als an den Schnitten mich überzeugen, dass die Nerven mit der Epithelschicht der pericoronalen Rinne zusammenfließen. Die ziemlich reiche Innervation der pericoronalen Rinne weist jedenfalls darauf hin, dass dieses Organ nicht bloß eine Schleimdrüse oder ein Hilfsorgan bei der Schluckfunktion darstellt, sondern in gewisser Beziehung zu den Sinnesempfindungen steht. Die Lage der pericoronalen Rinne in der Nähe des Mundes macht die Annahme sehr plausibel, dass wir es in diesem Organ mit dem Geschmacksorgan zu thun haben.

Ein ähnliches Verhalten zum Nervensystem stellt auch scheinbar das Endostyl dar, welches man ebenfalls ausschließlich als eine Schleimdrüse bis jetzt betrachtet. Ich habe schon bei den Pyrosomen zwei sehr starke Nerven beschrieben, die von dem Ganglion austreten und von beiden Seiten den Endostyl begleiten. Dasselbe Verhalten habe ich auch bei den Distaplialarven wiedergefunden, obgleich mir weder im ersteren noch im letzteren Falle gelungen ist, die Verbindung dieses Nerven mit den Epithelzellen des Endostyl zu konstatiren.

Der Kiemensack stellt einen geräumigen, durch das Endostyl in zwei symmetrische Hälften getheilten Sack dar. Die longitudinale Achse desselben, welche die Mund- resp. Ösophagealöffnung verbindet, ist bei der Larve transversal gelagert (Fig. 1), desswegen nimmt auch das Endostyl, welches der Längachse parallel verläuft eine transversale Lage an. Distaplia hat bekanntlich vier Reihen der Kiemenspalten, welche in Form von ovalen Öffnungen auftreten. In Bezug auf den Bau dieser Organe kann ich die Angaben von Lahille[1] vollkommen bestätigen und habe dazu nur wenig hinzuzufügen. Die Kiemenspalten befinden sich natürlich überall, wo der Kiemensack mit den peribronchealen Höhlen resp. mit der Kloakalhöhle in Berührung tritt. Die letzteren, welche ursprünglich im hinteren Theile des Embryonalleibes auftreten, wachsen dann immer weiter nach vorn, bis sie endlich beinahe den Endostyl erreichen. Die ersten Kiemenspalten bilden sich im hinteren Theile des Kiemensackes, wo sie auch in den späteren Stadien am bedeutendsten entwickelt erscheinen. Im vorderen Theile des Embryo sind die Kiemenspalten

[1] Lahille, l. c.

an den Seitenwänden des Kiemensackes gelagert; im hinteren Theile, wo die beiden peribranchialen Höhlen in die gemeinschaftliche Kloakenhöhle zusammenfließen, bilden die Kiemenspalten zusammen eine Kiemenplatte, welche in der Verwachsungsstelle der Bauchwand des Kiemensackes mit der Rückenwand der Kloakenhöhle entsteht und aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt, die durch einen zwischen den Wänden beider Höhlen gebildeten Sinus getheilt ist. Das letzte, welches auch von LAHILLE beobachtet wurde und von ihm als dorsaler Blutsinus bezeichnet wurde, stellt eigentlich eine Abtheilung der primitiven Leibeshöhle dar, welche im Rückentheile des Embryo hinter der Mundöffnung beginnt und von dort nach der Bauchseite des Embryo schräg verläuft; er vermittelt eine Kommunikation zwischen dem Rücken- und Bauchtheil der primitiven Leibeshöhle und ist im Rückentheil durch die dorsale Wand des Kiemensackes und das Ektoderm, in dem mittleren Theile des Embryo durch die hintere Wand des Kiemensackes und die vordere Wand der Kloakenhöhle begrenzt. Der Rückensinus dient als Bahn für den Verlauf des Rumpfmarkes (vgl. meine Morph. Stud. an Tunikaten, 1. Aufsatz in Morph.-Jahrb. Bd. XX).

Auf der Bauchwand des Kiemensackes liegt die Ösophagealöffnung, die weiter beschrieben wird. Zu beiden Seiten derselben bildet der Kiemensack zwei große Ausstülpungen, die ihrer Lage und ihrer Beziehung zu den Organen nach als Epikardialhöhlen bezeichnet werden müssen. Dieselben stellen dünnwandige Schläuche dar, die durch je eine ziemlich weite Öffnung in die Kiemenhöhle münden. Sie wachsen nach vorn und bauchwärts in den Eingeweidesack hinein; hier liegen sie zu beiden Seiten des Perikardiums (Fig. 3 *A*, *B*, *C*, *Epc*) und fließen hinter dem letzteren zusammen (Fig. 37), so dass dadurch eine geräumige Höhle entsteht, durch welche das Perikardium umgeben ist. Ob die Epikardialhöhlen bei ihrer Entstehung mit dem Perikardium in Zusammenhang stehen, wie es von VAN BENEDEN und JULIN für Clavellina angegeben wurde, das konnte ich nicht ermitteln, da ich die embryonale Entwicklung der Distaplia nicht speciell untersucht habe.

Der Darmkanal beginnt durch eine weite Schlundöffnung, welche an der Bauchwand des Kiemensackes etwa gegenüber der Mundöffnung liegt. Dieselbe führt in einen trichterförmigen, ziemlich kurzen, aber weiten Ösophagus, welcher nach vorn etwas gekrümmt ist und in die Magenhöhle mündet. Der Magen (Fig. 3 *M*) stellt einen birnförmigen, in einem Bogen gekrümmten und ebenfalls

nach vorn gerichteten Sack dar, dessen kardialer Theil allmählich in den Darm übergeht, der Pylorus ist von dem Ösophagus scharf abgesetzt. Die pylorische Abtheilung des Magens ist stark erweitert, bildet einen quer gebogenen Blindsack, welcher die ösophageale Öffnung umfasst, wie es besonders an Querschnitten deutlich zu beobachten ist. Nach dem kardialen Theil zu wird der Magen immer dünner, er bildet einen schönen quer liegenden Bogen und geht ohne scharfe Grenze in den Darm über. Der letztere stellt ein cylindrisches, von vorn nach hinten verlaufendes Rohr dar, welches in die Kloakalhöhle mündet. Der ganze Darm stellt somit einen Bogen dar, dessen beide Enden: die ösophageale Öffnung und der Anus, ziemlich nahe an einander liegen.

In den oberen Theil des Magens mündet eine geräumige Drüse (Fig. 8 *Md*), die von Lahille als Niere bezeichnet ist, obgleich dieser Forscher keine Beweise für seine Ansicht beibringt. Ihrem Bau nach kann diese Drüse vielmehr als Leber betrachtet werden: sie steht offenbar näher zu der Verdauung als zur Harnsekretion in Beziehung. Eine verhältnismäßig weite Öffnung der Drüse führt in einen cylindrischen Kanal (*Dg*), welcher als Ausführungsgang dient und weiter in einen geräumigen, zwischen dem Magen und dem Darm liegenden ovalen Sack übergeht, dessen freies blindgeschlossenes Ende unmittelbar der Darmwand anliegt. Von diesem Ende geht eine Anzahl kleiner blinder Röhrchen, die auf der Oberfläche des Darmes sich ausbreiten und den eigentlich secernirenden Theil der Drüse bilden (Fig. 8 *Dr*). Das Lumen dieser Röhrchen ist sehr eng, doch kann es an feinen Schnitten ziemlich deutlich unterschieden werden; die Wände derselben bestehen aus kleinen kubischen Zellen, deren Protoplasma sich intensiv färben lässt. Im Innern der Drüse, sowie des Sackes, welcher als Reservoir für die Sekrete betrachtet werden soll, konnte ich keine Konkretionen sehen, welche die Ansicht von Lahille berechtigen könnten.

Was den histologischen Bau des Darmkanals anbetrifft, so bestehen die Wände desselben überall aus cylindrischen Epithelzellen, die aber meist in allen Abtheilungen des Darmkanals von gleicher Größe sind. Am Eintritt in den Ösophagus bemerkt man ziemlich große Zellen, die nach hinten immer kleiner werden. Die größten Zellen findet man in der Magenwand, wo sie palissadenartig gestellt sind und nach innen, in die Magenhöhle, feine Protoplasmafortsätze ausschicken. Der Darm besteht wiederum aus kleineren Zellen, die eine quadratische Form erhalten.

Die Eingeweide der Distaplialarve liegen in der primitiven Leibeshöhle frei; damit will ich sagen, dass sie von keiner Hülle bedeckt sind. Die Epikardialblasen, welche bei manchen Ascidien dem Darmkanal anliegen und die Rolle der peritonealen Hülle übernehmen, sind bei den Distaplialarven verhältnismäßig wenig entwickelt und treten nur in Beziehung mit dem Perikardium, ohne die übrigen Eingeweide zu berühren.

Die Leibeshöhle selbst ist von verschiedenen Zellen gefüllt, welche in einer homogenen gelatineartigen Masse eingeschlossen sind. Von der Existenz dieser letzteren kann man sich am besten an den Schnitten überzeugen (vgl. Fig. 8), wo manchmal das Ektoderm sich von der inneren Masse abhebt und den äußeren Kontour der gelatinösen Masse erkennen lässt (Fig. 8 *Gel*). Ob diese Masse die cellulose Substanz enthält und also der Cellulosehülle homolog ist, konnte ich nicht ermitteln. Die zelligen Elemente, welche die Leibeshöhle erfüllen, sind eigentlich von gleichem Ursprung, indem sie alle vom Mesoentoderm entstehen. Sie befreien sich doch meist alle in gleicher Zeit von diesem Keimblatte und lässt bekanntlich Davidoff embryologisch zweierlei Zellenarten zwischen diesen freibeweglichen resp. in der Leibeshöhle freiliegenden Zellen unterscheiden, die er als Zellen des Mesoderms und als Zellen des prägastralen Entoderms bezeichnet. Obwohl die letzterwähnte Zellenart endlich in die mesodermalen resp. mesenchymatösen übergeht und also die Unterschiede, welche beide Zellenarten darstellen, nur ihre Entstehungsart betreffen, will ich die Bezeichnung von Davidoff aus rein praktischen Gründen beibehalten, und zwar desswegen, weil 1) die Zellen des prägastralen Entoderms histologisch durch einen reichen Dottergehalt von den Mesenchymzellen sich unterscheiden und also in dem Begriff »prägastrale Entodermzelle« immer die dotterhaltige Zelle zu verstehen ist, was die Beschreibung derselben sehr erleichtert, und 2) weil die postembryonalen Entwicklungsvorgänge in den prägastralen Entodermzellen von denjenigen der Mesenchymzellen bedeutend verschieden sind. Die prägastralen Entodermzellen sammeln sich hauptsächlich im vorderen Theile des Embryo resp. der Larve an, wo sie zuerst eine kompakte Masse bilden und später allmählich sich abtrennen. Die freigewordenen Zellen sind größtentheils kugelrund und bestehen aus einer Protoplasmamasse, die sich an einem Pole ansammelt und von dort nach der Peripherie sich ausbreitet, und aus großen Dotterkugeln, die den größten Theil der Zelle erfüllen. Die echten Mesoderm- resp. Mesenchymzellen sind klein und amöbenartig; einige von diesen ziehen sich fadenförmig

aus, sind zwischen der Darm- und Leibeswand befestigt und bilden eine Art Scheidewände, welche die gelatinöse Grundmasse durchschneiden (Fig. 8 *Msz*). Histologisch kann man noch eine dritte Art der inneren Zellen unterscheiden. Es sind namentlich die Pigmentzellen, die wahrscheinlich ebenfalls aus den Zellen des prägastralen Entoderms entstanden sind. Sie unterscheiden sich von den Mesenchymzellen durch ihre bedeutendere Größe, sind auch, wie diese letzteren, amöboid und zeichnen sich besonders durch einen reichen Pigmentgehalt aus, welcher in Form von kleinen Körnchen in ihrem Protoplasma sich ansammelt.

2. Bildung und Entwicklung der primordialen Knospe der Distaplia während der embryonalen Entwicklungsperiode.

Durch die Untersuchungen von Della Valle wurde der Vorgang der Knospenbildung bei den Distaplialarven im Allgemeinen angegeben. Aus der Beschreibung des italienischen Autors geht hervor, dass die erste Knospe aus einer Ausstülpung des Ektoderms und der parietalen Wand des Peritoneums entstehen soll. Unter diesem letzten Namen versteht Della Valle die äußere Wand der peritonealen oder der epikardialen Säcke, wie es jedenfalls aus seiner Beschreibung zu ermitteln ist. Della Valle hat weiter die Abtrennung und die Theilung dieser Knospe beobachtet. In dieser Beziehung sollte meine Aufgabe nur in der Kontrolle der Della Valle-schen Angaben und in der Fortsetzung seiner Untersuchungen bestehen. Ich habe doch schon vorn angegeben, dass in Bezug auf eine andere Frage der Knospungsgeschichte der Distaplia wichtige Streitfragen vorhanden sind, die eine neue Untersuchung fordern. Sie beziehen sich auf die Art und Weise der Abtrennung neuerer Knospen aus den zuerst entstandenen und bestehen darin, dass einer von den Forschern (Della Valle) die Theilung der Knospe nach der Abtrennung derselben angiebt, während der andere (Ulianin) einen förmlichen Stolo prolifer beschreibt, von welchem 3—4 Knospen auf einander sich abtrennen sollten. Wäre ein solcher Stolo in der That vorhanden, so sollte sich die Fortpflanzung der Distaplia in einem anderen Lichte uns vorstellen, als es nach den Untersuchungen von Della Valle der Fall sein sollte. Wir hätten es dann in Distaplia mit einer Form zu thun, die in ihrem Entwicklungscyklus eine förmliche Ammengeneration besäße, während sonst, nach den Untersuchungen von Della Valle, obwohl die Larve ihren Werth einer

Amme nicht verliert, sie doch als eine Übergangsform zwischen den Ascidienlarven und der mit Stolo versehenen Amme der metagenetischen Tunicaten uns entgegentritt. In Folge dieser Kontroverse in den Meinungen habe ich mich bestrebt, bei meinen Untersuchungen auf diesen Punkt meine besondere Aufmerksamkeit zu lenken, um diese Frage in der oder jener Richtung zu entscheiden.

Die erste Anlage der Knospe tritt in dem Entwicklungsstadium des Embryo auf, in welchem der Cellulosemantel noch aus 2—3 Zellenschichten besteht, der Kiemensack noch im hinteren Theil des Embryos liegt und die saugnapfförmigen Organe eben eingestülpt und in der Bildung des centralen hügelförmigen Fortsatzes begriffen sind.

Die Längsschnitte durch einen so weit entwickelten Embryo zeigen, dass im hinteren Theile des Embryos, etwas vor der Ösophagealöffnung, eine Ektodermverdickung auftritt (Fig. 9 *Eck*), die bei der totalen Ansicht von außen noch nicht sichtbar ist. Aus der Vergleichung der Schnitte einer Schnittserie kann es ermittelt werden, dass die Verdickung etwa eine scheibenförmige Gestalt besitzt. Die Ektodermzellen sind im Centrum der Scheibe viel höher als an den Rändern derselben, wo sie allmählich in die allgemeine Ektodermbedeckung des Embryo übergehen. Gegenüber der eben angedeuteten Ektodermverdickung tritt eine Ausstülpung des Entoderms auf, die sich nach außen richtet und mit ihrem etwas gekrümmten Ende der Ektodermverdickung dicht anliegt (Fig. 9 *Epr*). Bei der Durchmusterung der Schnittreihe kann man sich leicht überzeugen, dass diese Ausstülpung nichts Anderes als der rechte Epikardialschlauch ist. Derselbe besteht in seinem hinteren mit dem Kiemensack verbundenen Theile aus flachen Zellen; in seinem blinden, dem Ektoderm anliegenden Ende erscheinen seine Zellen vergrößert und nehmen eine cylindrische Gestalt an. Diese beiden Theile: die Ektodermverdickung und der ihr anliegende rechte Epikardialsack bilden die erste Anlage der primordialen Knospe zusammen. Der Epikardialschlauch ist allerseits von den Mesenchymzellen umgeben, die sich aber erst später bei der Bildung der Knospe betheiligen.

In dem nächstfolgenden Stadium stellt die junge Knospe einen (Fig. 10) auf der Bauchseite des Embryos sich befindenden Vorsprung dar, welcher von außen durch dicke Ektodermzellen (*Eck*) bekleidet ist, an dem das blinde Ende des rechten Epikardialschlauches dicht anliegt (*Epr*).

Die Knospe wächst immer weiter fort; sie ist von dem Cellu-

losemantel umgeben, welch letzterer eine Art Futteral um sie bildet, in dem sie später vollkommen eingeschlossen wird. In Folge der allmählichen Abschnürung ihres proximalen Theiles nimmt die Knospe eine birnförmige Gestalt an. Ein sehr wichtiges und interessantes Stadium stellt die auf der Fig. 11 und 11 A abgebildete Knospe dar. Dieselbe ist birnförmig und etwas rechtswärts gebogen. Die Krümmung nach rechts ist für die Knospen der Distaplia in den späteren Entwicklungsstadien überhaupt sehr charakteristisch; in Folge dessen kommt auch die Knospe nach ihrer Abtrennung vom Embryonalleibe ebenfalls nach rechts von ihrer Ursprungsstelle zu liegen. Das meiste Interesse knüpft sich an das Ektoderm. Die Zellen desselben haben an Größe zugenommen und besonders sind es dieselben, welche in der Nähe des distalen Endes der Knospe liegen. Untersucht man den Schnitt (Fig. 11) mit dem Immersionssystem, so kann man bemerken, dass drei von diesen Zellen nach innen gelangen und von kleinen Zellen bedeckt sind (Fig. 11 *N*). Aus den unmittelbar folgenden Schnitten ist ersichtlich, dass die die eben erwähnten Zellen bedeckende dünne Zellenschicht (Fig. 11 *Dkz*) dem Ektoderm angehört und dass die eben erörterten Bauverhältnisse in Folge eines Herabsenkens einiger von den Ektodermzellen und eines Umwachsens durch die benachbarten Zellen entstanden sind. Auf dem Schnitte Fig. 11 *A* bemerkt man, namentlich im Ektoderm, eine kleine Lücke, die von den etwas abgeplatteten Ektodermzellen begrenzt ist. Durch diese schauen zwei große Zellen, die zwischen dem Ekto- und Entoderm liegen und auf dem letzteren eine tiefe Depression machen (Fig. 11 *A*, *N*). Die Lücke, welche in dem eben beschriebenen Stadium noch vorhanden ist, wird in späteren Stadien beim Zusammentreffen der Ektodermzellen geschlossen. Die gesunkenen Ektodermzellen bilden die erste Anlage des Nervensystems der Knospe, wie man aus der Vergleichung mit den späteren Stadien sich leicht überzeugen kann. Was das Entoderm anbetrifft, so muss man ein außerordentlich starkes Wachsthum der Zellen desselben zunächst notiren, wodurch das Lumen des Ektodermschlauches in bedeutender Masse verengt wird (Fig. 11 und 11 *A*, *Epr*). Außer diesen beiden Blättern bemerkt man nun in der Knospenanlage noch die Mesodermzellen, die offenbar aus dem Larvenleibe beim Wachsthum der Knospe hineingedrungen sind. Sie treten in verschiedener Form auf. Einige von ihnen sind stark ausgewachsen, die anderen sind klein; alle liegen zwischen dem Ekto- und Entoderm dicht gedrängt.

In dem nächstfolgenden Stadium ist die Anlage des Nerven-

systems von den Ektodermzellen vollkommen bedeckt (Fig. 12 *N*) und in die zwischen dem Ektoderm und Entoderm entstandene Höhle eingeschlossen. Die letztere bildet sich durch Auseinanderweichen der beiden die Knospe zusammensetzenden Schichten und enthält die Mesodermzellen, welche sich frei bewegen. Die Nervenanlage stellt eine aus drei großen Zellen bestehende Platte dar, die dem Ektoderm dicht anliegt. Die Knospe ist in diesem Stadium sehr stark vom Embryonalleibe abgeschnürt, hängt demselben mittels eines kurzen Stieles an, welcher bald vollständig abreißt, und die Knospe fällt in die vom Cellulosemantel gebildete Höhle. Die jüngste frei gewordene Knospe ist auf der Fig. 13 im Querschnitte abgebildet. Sie stellt eine ungefähr bilateral gestaltete Blase dar, in welcher die Rücken- und die Bauchseite durch die Anwesenheit der Nervenanlage unterschieden werden können. Das Ektoderm der Knospe ist auf der Bauchseite verdickt; die oberhalb der Nervenanlage liegenden Zellen erscheinen auch jetzt abgeplattet. Die Höhle der Knospe, die inzwischen bedeutend zugenommen hat, enthält in ihrem Inneren mehrere amöboide Mesenchymzellen und die Anlage des Nervensystems (*N*), welches bedeutende Formveränderungen erlitten hat. Sie ist vom Ektoderm vollkommen abgetrennt und stellt einen aus vier Zellen bestehenden Klumpen dar. Die Nervenanlage bleibt bis jetzt unbedeutend, da ich dieselbe nur auf zwei auf einander folgenden Schnitten fand. Sie liegt nicht vollkommen in der Längsachse der Knospe und behält diese Lage in den späteren Stadien. Die Entodermblase ist in so fern verändert, als ihre Zellen bedeutend an Länge abgenommen haben, desshalb ist ihre Höhle viel größer geworden.

Die eben beschriebene Knospe ist die einzige, welche von der Larve der Distaplia während ihres Lebens überhaupt producirt ist. Die Larve liefert keine andere Knospe, und alle anderen Knospen, die später in verschiedener Zahl (bei der ausgeschlüpften Larve gewöhnlich nicht mehr als drei) in der Larve auftreten, entstehen durch Theilung dieser ersten Knospe. Desswegen bezeichne ich diese erste Knospe als primordiale, zum Unterschied von allen darauffolgenden Knospengenerationen, die man sekundäre, tertiäre etc. nennen könnte. Die zur Anlage der Knospe dienenden Larvenorgane nehmen nach der Abtrennung der letzteren ihre normale Lage an: der epikardiale Schlauch wird zurückgezogen, die ektodermale Verdickung wird ausgeglichen, so dass bald nach der Abtrennung der Knospe die Stelle, an der die Knospe fixirt war, nicht mehr zu erkennen ist.

Sobald die junge primordiale Knospe vom Embryonalleibe sich abgetrennt hat, fängt sie an zu wandern. Die Richtung dieser Bewegung ist immer dieselbe; sie geht immer von hinten nach vorn, bis sie endlich selbst oder ihre Theilungsprodukte in der Nähe der Fixationssaugnäpfe zu liegen kommen. Es ist mir nicht gelungen, den Mechanismus der Bewegungen der Knospe zu ermitteln; da ich an keinem von meinen Präparaten weder die Kontraktionen noch die Formveränderungen derselben zu beobachten Gelegenheit hatte, so muss ich mich hier nur mit der Angabe begnügen, dass die Wanderung der Knospe sich durch die Höhlen des Cellulosemantels vollzieht, welche, da sie mit einem flüssigen Inhalt gefüllt sind, den minimalen Widerstand dazu bieten. Nie habe ich die Knospen im Inneren der Cellulosesubstanz angetroffen.

Zur Zeit, als die primordiale Knospe noch ganz in der Nähe ihrer Bildungsstelle sich befindet, treten in derselben sehr wichtige Bauveränderungen hervor. Von außen her (Fig. 14) erscheint dieselbe in Form einer kugelrunden, dorso-ventral etwas abgeplatteten Blase, deren geräumige Höhle durch freie Mesenchymzellen erfüllt ist. In Folge der Ansammlung der Flüssigkeit im Inneren der Knospe ist das Ektoderm derselben stark ausgedehnt und besteht aus abgeplatteten Zellen. Da ich in den Ektodermzellen keine Theilungsfiguren zu beobachten im Stande war, so muss ich die Ausdehnung dieser Schicht der Ausbreitung seiner Zellen zuschreiben. Im Inneren der Knospe findet man die Entodermblase mit der äußerlich anliegenden Nervenanlage, — die beiden Organe, welche das meiste Interesse an sich knüpfen. Wir haben schon in dem zuletzt beschriebenen Stadium gesehen, dass die Nervenanlage, welche in Form eines kleinen Zellenklumpens erscheint, nicht genau axial liegt, sondern etwas seitwärts abgelenkt ist. Die daraus folgende Asymmetrie der Knospe hat in so fern eine Bedeutung, als sie uns die Eigenthümlichkeiten der weiteren Entwicklungsvorgänge zu erklären hilft. In der jetzt in Beschreibung stehenden Knospe ist die Nervenanlage stark ausgewachsen; sie tritt in Form eines longitudinal gelegenen Rohres auf (Fig. 14 bis *A*, *N*), welches auch jetzt nicht in der Längsachse der Knospe verläuft, sondern rechtswärts abgelenkt ist. Die Entodermblase, welche der Nervenanlage dicht anliegt, stülpt sich unter derselben ein; es bildet sich dadurch eine Rinne (Fig. 14 bis *A*), in welcher das Nervenrohr eingeschlossen ist und zu dessen beiden Seiten die Entodermblase in zwei ungleiche Aussackungen sich scheidet. Die linke derselben ist bedeutend größer

als die rechte. An beiden Polen der Entodermblase treten die Aussackungen stärker als in der Mitte derselben hervor und bilden die Anlagen der beiden zuerst angelegten entodermalen Organe, der beiden peribranchialen und der beiden epikardialen Säcke (Fig. 14, 14 bis *lpbr*, *rpbr*, *lepc*, *repc*), aus. Der Kiemensack ist in diesem Stadium noch nicht abgesondert, vielmehr ist derselbe durch die ventrale, ungetheilte Region der Entodermblase dargestellt.

Bei den meisten von mir untersuchten Embryonen von Distaplia hört die Entwicklung der Knospen mit dem zuletzt beschriebenen Stadium auf. Ich habe aber einige unausgeschlüpfte Embryonen angetroffen, bei denen die Knospen bedeutend weiter entwickelt waren, und will desswegen auch diese Entwicklungsvorgänge in diesem Kapitel betrachten. Die Fortschritte der Entwicklung äußern sich in der Anlage des Darmkanals.

Fig. 32—32 *F* stellt eine solche Knospe bei totaler Ansicht und in Querschnitten dar. Die Knospe ist bedeutend ausgewachsen, stellt aber auch jetzt eine kugelförmige Blase dar, deren äußere Hülle, das Ektoderm, aus stark abgeplatteten, endothelartig aussehenden Zellen besteht. Im Inneren der Höhle, welche in Folge des Wachsthums der Entodermblase im Verhältnis zu den inneren Organen kleiner geworden ist, trifft man die Mesenchymzellen. Die Abbildung einer ganzen Knospe hilft uns über die Entwicklung der Entodermblase orientiren. Figur 32 stellt die in Rede stehende Knospe dar. Im Grunde der Entodermblase schimmert das Nervenrohr durch, welches von vorn nach hinten verläuft und die Lage der früher erwähnten Entodermfurche bezeichnet, die die rechten und linken peribranchialen resp. epikardialen Aussackungen von einander sondert (Fig. 32 *rpbr*, *lpbr*, *repcr*, *lepcr*). Die letzteren sind bedeutend aufgewachsen und desswegen auch schärfer abgetrennt, worüber man hauptsächlich an den Querschnitten sich überzeugen kann. Fig. 32 *A* stellt einen solchen Schnitt durch den vordersten Theil der Knospe dar; die beiden in demselben liegenden peribranchialen Aussackungen erscheinen in Form von ganz abgetrennten, an einander liegenden Blasen, in denen man die linke von der rechten durch ihre Größe von einander leicht unterscheidet. Die Furche, welche die beiden Höhlen scheidet, ist nicht tief, indem schon auf dem nächstfolgenden Schnitte (Fig. 32 *B*) die Entodermblase ungetheilt erscheint. Das Nervenrohr reicht nicht bis zum vordersten Punkte der Knospe, hört in der Nähe von demselben auf und schließt sich dort dem Entoderm am innigsten an. Das vordere Ende desselben

erscheint an Querschnitten in Form eines Hügels, welches mit dem Entoderm so innig verwachsen ist, dass keine Grenze zwischen beiden mehr zu finden ist (Fig. 32 *B*, *N*). Diese Verwachsungsstelle entspricht der später auftretenden Trichteröffnung. Der durch die Mitte der Knospe durchführende Schnitt zeigt, dass die Entodermblase dort ungetheilt ist (Fig. 32 *C*). Das Nervenrohr ist ebenfalls dem Entoderm anliegend und lässt ein Lumen ganz deutlich unterscheiden. Fig. 32 *D—F* stellen drei Schnitte durch den hinteren Theil der Knospe dar. Die zwei vorderen (Fig. 32 *D* und *E*) sind durch die beiden epikardialen Säcke resp. die Kiemenhöhle geführt, der hintere (Fig. 32 *F*) hat die Ausstülpung des Darmkanals getroffen. Die beiden oben erwähnten epikardialen Schläuche sind in dem jetzt in Betracht stehenden Stadium bedeutend ausgewachsen und im vorderen Theile (Fig. 32 *D*) durch eine tiefe Einstülpung von einander geschieden. Im folgenden hinteren Schnitte erscheinen dieselben vollkommen abgetrennt. Der linke von beiden ist größer als der rechte, da er nicht nur den linken epikardialen Schlauch, sondern auch den hinteren Theil der Kiemenhöhle enthält. Seine nach innen gerichtete Wand ist stark verdickt, und diese Verdickung ist gerade um die Ausstülpung gebildet, welche als Anlage des Darmkanals dient. Der letztere tritt im hintersten Querschnitte der beschriebenen Serie in Form eines blindgeschlossenen Rohres (Fig. 32 *F*, *Dm*) auf. Es ist bemerkenswerth, dass die Öffnung, durch welche die Darmeinstülpung mit der Kiemenhöhle kommunicirt, anfänglich auf der Rückenseite der Knospe, gerade unter dem hinteren Ende des Nervensystems erscheint. Diese eigenthümliche Lage kann wahrscheinlich dadurch erklärt werden, dass der Kiemensack in diesem Stadium stark in die Länge ausgestreckt ist, und in Folge dessen kommt die spätere Bauchwand desselben in die Nähe des hintersten Endes des Nervenrohres zu liegen. Das letztere ist, wie ich nachweisen konnte, blind geschlossen.

Die Theilung der primordialen Knospe der Distaplia wurde von Della Valle entdeckt und von Ulianin bestätigt. Die Angaben beider meiner Vorgänger bestehen aber vielmehr in der Konstatirung der Thatsache der Theilung als in der genaueren Beschreibung dieses wichtigen Vorganges. Della Valle sagt nur, dass man bei den Embryonen zwei Knospen beobachten kann, von denen eine verlängert ist und in dem Theilungszustande sich befindet[1]. Ulianin[2] giebt nur

[1] Della Valle, l. c. pag. 16. [2] Ulianin, l. c. pag. 41.

an, dass die von dem Stolo prolifer abgetrennten Knospen in dem Mantel der Larve fortwandern und sich zu theilen beginnen. Wie aber diese Theilung geschieht, kann man aus den vorhandenen Angaben nicht genau ermitteln.

Die Theilung der primordialen Knospe kann während verschiedenen Wanderungszuständen derselben sich vollziehen. Ich habe Knospen angetroffen, die noch ganz in der Nähe ihrer Ursprungsstelle sich befanden und doch schon getheilt waren. Solche Fälle kommen aber nicht oft zum Vorschein. Viel gewöhnlicher tritt die Theilung erst dann auf, wenn die Knospe in den vorderen Theil der Larve übersiedelt. Die Form der Theilung ist eine verschiedene. Man kann namentlich eine Zweitheilung und eine Dreitheilung beobachten. Im ersteren Falle verlängert sich die Knospe, nimmt eine hantelförmige Gestalt an und schnürt sich durch eine Querrinne in zwei ungleiche Theile ab. Im zweiten ist die Knospe viel länger als im ersten und stellt einen wulstförmigen Körper dar, welcher durch zwei Abschnürungen in drei Knospen sich theilt. In diesem letzteren Falle sind alle aus der primordialen Knospe entstehenden Theile ungleich. Die beiden eben erwähnten Fälle stellen eigentlich eine Modifikation eines und desselben Typus dar. Als Grundtypus muss man die Zweitheilung betrachten, in der man manchmal solche Theilungsformen beobachten kann, bei welchen eine der von der primordialen Knospe abgetrennten Knospen bereits den Fixationsapparat erreicht hat, während die andere noch in der Nähe ihrer Ursprungsstelle liegt und in Theilung begriffen ist (Fig. 1 *KnI—III*). Aus der Lage dieser Knospen kann man schließen, dass die primordiale Knospe sich zuerst in zwei Knospen getheilt hat und nach der Abtrennung der Tochterknospe sich wiederum zu theilen beginnt. Die Dreitheilung kann man desswegen als eine Art Verkürzung resp. Beschleunigung der typischen Theilungsform betrachten, welche darin besteht, dass, bevor die beiden Tochterknospen sich von einander trennen, eine derselben schon in eine neue Theilungsphase eintritt. Ich habe weder die Viertheilung der primordialen Knospe, noch die Theilung einer zweiten, aus der primordialen Knospe entstandenen Tochterknospe angetroffen. Dies kann in der Verschiedenheit der Ausbildungszustände aller drei Knospen seine Erklärung finden.

Eine in Theilung begriffene Knospe tritt in Form eines verlängerten ovalen, in der Mitte etwas eingeschnürten Körpers auf Fig. 15'. Die Ektodermschicht derselben, welche aus den abgeplatteten Zellen besteht und desswegen sehr dünn erscheint, ist

von der Entodermblase durch die geräumige primitive Leibeshöhle abgetrennt. Die Entodermblase wiederholt die Form der Ektodermschicht, ist ebenfalls länglich oval und in der Mitte eingeschnürt. Die beiden Enden derselben sind abgerundet. Bei der genaueren Betrachtung erscheinen dieselben nicht einander gleich. Am hinteren Ende nämlich tritt eine tiefe Rinne hervor, welche sie in zwei mit einander zusammenhängende Blasen theilt, in denen man leicht die beiden früher besprochenen rechte Peribranchialblase und die Kiemenhöhle mit der linken Peribranchialblase erkennt. Das vordere Ende des Entodermsackes ist auf einer Seite verdickt, doch nicht in zwei Blasen gespalten. Die Unterschiede in dem Bau beider Enden der Knospen treten noch deutlicher bei der Betrachtung der Schnittserie hervor. Fig. 15 *A*—*D* stellt eine solche dar. Die Stellung der Schnitte ist auf der Fig. 15 angegeben. Im Entodermsacke kann man in allen Querschnitten eine neurale und eine hämale Seite unterscheiden. Die neurale Seite ist am vorderen Ende der Knospe eingestülpt Fig. 15 , diese Einstülpung ist nichts Anderes als die früher erwähnte Rinne, welche die Spaltung des Ektodermsackes in die beiden erwähnten Blasen bedingt. Auf der hämalen Wand ist diese Rinne noch nicht ausgebildet, doch schon angedeutet: sie tritt namentlich an der verdickten Stelle der hämalen Wand auf. In der rinnenförmigen Einstülpung der neuralen Wand des Ektodermsackes liegt die Anlage des Nervensystems resp. die Fortsetzung des Nervenrohres (Fig. 15 *A*, *N*), welches an dieser Stelle kein Lumen hat und an den Querschnitten in Form eines Zellenhaufens erscheint. In den Querschnitten, welche durch den mittleren, eingeschnürten Theil der Knospe geführt sind, besteht der Entodermsack aus ziemlich gleichartigen Zellen (Fig. 15 *B*, *En*) und ist auf der neuralen Seite, anstatt eingestülpt zu sein, nur abgeflacht. Die Nervenanlage ist auch hier durch einen soliden Zellenhaufen dargestellt. An dem hinteren Ende nimmt der Entodermsack (Fig. 15 *C*, *En*) wiederum an Umfang zu. Seine neurale Seite ist eingestülpt und die Nervenanlage tritt in Form eines Rohres auf. Die Einstülpung ist zum hinteren Ende tiefer, so dass der Entodermsack daselbst an den Querschnitten in Form zweier Blasen erscheint, von denen die kleinste die Anlage der rechten Peribranchialhöhle, die größte die der linken Peribranchialhöhle und des Kiemensackes repräsentirt.

Aus der Zusammenstellung der eben betrachteten Schnitte geht hervor, dass an beiden Enden des Entodermsackes dieselben Vorgänge

sich abspielen, nur sind sie an einem Ende viel mehr vorgerückt, als an dem anderen. Die beiden Enden der ausgezogenen Knospe stellen somit die Anlagen der zwei Knospen dar, die aber auch während ihrer Abtrennung von der Mutterknospe ungleich entwickelt erscheinen.

An dem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium erweist sich, dass auch der mittlere Theil unserer Knospe sich zu einer Knospe ausbildet. Fig. 16 stellt eine solche primordiale Knospe dar, die eigentlich im Vergleich mit der eben betrachteten nur wenig vorgeschritten ist. Die innere Organisation derselben ist der eben betrachteten sehr ähnlich; an den beiden Enden der Knospe ist die Entodermblase durch die entsprechenden Furchen in zwei Blasen getheilt, die die Anlagen der oben besprochenen Theile des Kiemendarmapparates darstellen. Außerdem ist auch der mittlere Theil der Entodermblase durch zwei parallel verlaufende Ringfurchen von beiden Endtheilen abgetrennt und stellt, wie man aus dem Vergleich mit den weiteren Stadien sich überzeugen kann, die Anlage einer dritten Tochterknospe dar (Fig. 16 III). In der letzteren ist die Entodermblase noch einfach und hat noch keine Spur von der Furche.

Die weiteren Vorgänge der sich theilenden Knospe bestehen in der Vertiefung der Querfurchen und in der weiteren Ausbildung der erwähnten Knospenanlagen. Die Knospe verwandelt sich in eine aus drei Individuen bestehende Kette, die sich endlich von einander abtrennen und sich selbständig zu bewegen beginnen. Die Entwicklungsstadien aller drei Knospen entsprechen denjenigen der Fig. 16; am stärksten entwickelt ist die hintere, am schwächsten die mittlere Knospe. Eine Reihe der Längsschnitte (Fig. 17—17 *B*) durch die Knospenkette zeigt, dass die Entwicklung der drei Knospen ziemlich weit vorgeschritten ist. In der ältesten Knospe ist die rechte Peribranchialblase vollständig abgetrennt (*rpr* Fig. 17 *A*); in der linken Blase kann man ebenfalls die Andeutung auf Theilung in zwei ungleiche Theile bemerken. Die Nervenanlage erscheint auch hier in Form eines Rohres, wie es bei den jüngsten Stadien bereits erwähnt wurde. In der mittleren Knospe ist die Entodermblase noch ganz kugelrund und das Nervensystem tritt in Form eines kompakten Zellenstranges (Fig. 17, 17 *A* III *N*) auf.

3. Über die regressive Metamorphose der Larve von Distaplia magnilarva.

Die Metamorphose der Distaplia magnilarva und die Bildung der Kolonie ist mit zwei wichtigen Vorgängen, namentlich mit den regressiven Erscheinungen im Larvenleibe und mit der Entwicklung der Knospen verbunden. Die beiden gehen mit einander parallel: gleichzeitig mit der Zerstörung und dem Zerfall des Larvenleibes geht die Entwicklung einer der Knospen, welche bereits bei der embryonalen Entwicklung vorhanden sind, so dass zur Zeit, wo die Larve vollständig zerfällt, ihre Stelle durch das aus der Knospe entwickelte Individuum besetzt ist. Wenn man nicht alle Stadien der Metamorphose vor Augen hat, so kann man leicht dieses neu entstandene Individuum für die verwandelte Larve halten; dies ist eben der irrthümliche Schluss, zu dem der Entdecker der ungeschlechtlichen Vermehrung der Larven von Distaplia, Prof. Della Valle, gekommen ist. Ulianin war der Erste, welcher einige Jahre darauf den Zerfall des Larvenleibes nachgewiesen hat; er hat auch dabei die Zeit richtig angegeben (ungefähr drei Wochen), in welcher der Zerfall vollendet ist. Ich kann die Angaben Ulianin's vollkommen bestätigen und gehe nun zur Beschreibung der regressiven Vorgänge der Larve über.

Ich habe leider keine Gelegenheit gehabt, die Larve im Momente der Festsetzung zu beobachten. Die Untersuchung der jüngsten mir vorgekommenen Stadien der Metamorphose geben aber das Recht zu schließen, dass die Verwandlung der Larve in einigen wichtigen Punkten von derjenigen anderer Ascidien abweicht. Die Hauptdifferenz besteht namentlich in dem Verhalten des Schwanzes bei der Larve der Distaplia, welcher nicht wie bei den übrigen Ascidien beim Eintritt der Metamorphose im Larvenleib eingezogen, sondern ganz einfach abgeworfen ist. Ich habe bei den in Verwandlung begriffenen Distaplien nie die Überreste des Schwanzes beobachtet, welche bekanntlich sowohl bei den einfachen wie bei den zusammengesetzten Ascidien noch lange bei der verwandelten Larve persistiren. Die Muskelzellen des Schwanzes sind z. B. bei den verwandelten Fragarien und Amauroecien noch bis zur dritten Woche der Metamorphose leicht erkenntlich; bei den Larven der Distaplia sind die Muskelzellen viel ansehnlicher, als diejenigen der beiden letztgenannten Ascidienarten, und könnten freilich nicht vermisst werden, wenn der Larvenschwanz ins Innere eingezogen wäre. Als positive

Beweise für das eben Gesagte kann ich weiter die Beobachtung an den Larven anführen, bei welchen der Schwanz im Begriffe des Abwerfens sich befand. Eine solche Larve ist auf der Fig. 18 und 18 *A* in toto und im Längsschnitt dargestellt. Dieselbe wurde mit anderen in Verwandlung begriffenen Larven zusammen gefunden und stellt ihrer Form und ihrem Bau nach einige wichtige Merkmale dar, welche darauf hinweisen, dass sie ebenfalls im Beginn der Verwandlung sich befindet. Ihr Cellulosemantel ist stark angeschwollen, wie man denselben bei den sich verwandelten Larven antrifft. Der Kiemensack ist etwas zusammengezogen und hat eine dreieckige Gestalt angenommen. Die Schwanzwurzel, in welcher man die Chorda und die Muskelschicht leicht erkennt, ist aus der primitiven Leibeshöhle nach außen herausgetreten und stark gekrümmt. Sonst findet man bei der Untersuchung der Schnitte keine Andeutungen dafür, dass der Zerstörungsprocess im Larvenleibe bereits begonnen hat. Ich kann nur eine starke Anhäufung der Mesenchymzellen resp. der Zellen des prägastralen Entoderms und die Wanderung der letzteren durch das Darmepithel notiren, — die beiden Vorgänge, welche jedenfalls als Vorbereitungserscheinungen der Zerstörung des Larvenleibes betrachtet werden müssen. Die prägastralen Entodermzellen sammeln sich hauptsächlich im vorderen Theil des Larvenleibes an und sind mit den Mesenchymzellen vermischt. Die Hauptmasse der letztgenannten Zellen befindet sich im hinteren Körpertheile, namentlich in der Nähe des Darmkanals, von wo sie ins Innere des Darmkanals einwandern. Allerlei verschiedene Stadien der Einwanderung kann man an einer Reihe der Schnitte ziemlich leicht auffinden und diesen interessanten Vorgang Schritt für Schritt verfolgen. Das Eindringen der Zelle fängt damit an, dass dieselbe eine von ihren Pseudopodien zwischen die zwei benachbarten Entodermzellen hineinschiebt (Fig. 19, *a*) und die letzteren von einander trennt. Durch den Weg, welcher von dem ersten Pseudopodium gebildet ist, folgt dann der Leib der Zelle; die Entodermzellen werden dadurch immer weiter und weiter aus einander geschoben und das flüssige Protoplasma der Zelle fließt allmählich in den auf diese Weise gebildeten Zwischenraum, bis sie vollständig in demselben eingeschlossen wird. Die verschiedenen Stadien dieses Eindringens sind auf den Fig. 19, 19 *A*, *B* und *C* abgebildet. Man sieht daraus, dass die Zelle entweder eine flaschenförmige oder retortenförmige (Fig. 19 *B*, *Msz*) Gestalt annimmt, wobei der äußere Theil derselben mehr oder minder stark ausgezogen und

verengt erscheint. Ziemlich oft trifft man auf den Präparaten zwei hinter einander liegende Zellen, von denen eine schon vollständig eingedrungen ist und die rundlich-ovale Gestalt angenommen hat, die andere noch aus der Spalte zwischen den beiden Entodermzellen hervortritt (Fig. 19 *B*, *Msz*). Offenbar hat die letzte dieselbe Spalte für ihr Eindringen benutzt, welche für die schon früher eingedrungene Zelle diente. Nachdem die Zelle schon ziemlich tief eingedrungen ist, treffen die beiden Entodermzellen wieder zusammen und die Spalte zwischen den letzteren wird wiederum geschlossen. Die in der Entodermschicht liegenden Mesodermzellen unterliegen ziemlich tiefen Bauveränderungen, die sowohl das Protoplasma wie den Kern betreffen. Zunächst kann man eine starke Vakuolisirung ihres Protoplasma notiren, durch die die Zellen sich recht scharf von den nahe liegenden Entodermzellen unterscheiden lassen. Diese Protoplasmaveränderungen treten bereits bei den Zellen auf, welche ihre Einwanderung noch lange nicht vollendet haben. Mit diesen Veränderungen des Protoplasma parallel gehen auch einige Veränderungen in den Zellenkernen vor sich. Die Kerne der eingewanderten Mesenchymzellen lassen sich von denen der Entodermzellen sehr gut unterscheiden. Bei den noch nicht ganz eingetauchten Zellen sind sie von einer unregelmäßigen Gestalt; in solchen Zellen trifft man auch manchmal stark veränderte Kerne, bei denen die chromatische Substanz in Schleifen zerfallen ist (Fig. 19 *A*, *Msz*). Bei den schon längst eingewanderten Zellen treten diese Veränderungen regelmäßig auf (Fig. 19 *C*, *Msz*). Die Gestalt solcher Kerne erinnert an die Vorbereitung zur Mitose; ob sie aber zur mitotischen Kerntheilung führt, konnte ich nicht entscheiden, da mir keine späteren Stadien dieser Kerntheilungsart bei den Mesenchymzellen zur Beobachtung kamen.

Bevor wir zur Untersuchung der weiteren histologischen Vorgänge der in Verwandlung begriffenen Larven übergehen, wollen wir die äußeren Entwicklungsverhältnisse der letzteren betrachten. Dieselben sind ziemlich einfach und bestehen zunächst in der Veränderung des Fixationsapparates. Bald nachdem die Larve durch ihre saugnapfförmigen Organe sich an den Wänden des Aquariums oder an irgend einer Unterlage befestigt hat, trennen sich die saugnapfförmigen Organe von den übrigen, inneren Theilen des Fixationsapparates ab. Sie unterliegen dann einem allmählichen Regenerationsprocess und verwandeln sich später in kleine dünne plattenförmige Gebilde, welche je auf einem mehr oder minder

hervorragenden Fortsatz des Cellulosemantels liegen. Obgleich diese Überreste der saugnapfförmigen Organe in allen Stadien der Metamorphose nachgewiesen werden können (vgl. Fig. 23, 24, 25), so scheinen sie doch, wenigstens ihrem Bau nach, physiologisch unthätig zu sein. Sie bestehen aus kleinen quadratischen oder abgeplatteten, sich intensiv färbenden Zellen, die mit der Zeit immer an Größe abnehmen und offenbar im Zustande der regressiven Metamorphose sich befinden. Von den übrigen Theilen des Fixationsapparates bleibt der Stolo während der ganzen Metamorphose thätig und scheint selbst bei den regressiven Vorgängen der Larven eine wesentliche Rolle zu spielen.

Die Zerstörung des Larvenleibes fängt sehr bald nach der Fixation der Larve an. Zunächst zieht sich der Larvenleib zusammen. Dieses erste Stadium, von dem ich eine Reihe von Querschnitten besitze, habe ich leider in toto abzubilden vermisst. In einem etwas weiteren Stadium (Fig. 20), bei welchem noch mehrere Organe (das Nervenganglion, ein Theil des Kiemenapparates) vorhanden sind, ist die Form der Larve von außen gar nicht erkenntlich. Die Larve hat sich in unregelmäßige, gelappte, theilweise in kleine Stücken gerissene Haufen von Zellen oder Theilen der Organe verwandelt, in denen kaum der Larvenleib von den Theilen des Fixationsapparates von außen zu unterscheiden ist. Erst an den Schnitten, zu denen wir später übergehen, kann man verschiedene Theile des Larvenleibes ziemlich leicht bestimmen.

In den weiteren Stadien der Metamorphose lässt sich der Überrest des Larvenleibes immer schärfer von dem Stolo unterscheiden. Der erstere erscheint in Form einer Blase, in welcher immer ein fester aus den zusammengeklebten Zellen bestehender Ballen sich findet (Fig. 21, 22, *Lk*); die letztere tritt in Form eines mannigfaltig gebogenen Rohres auf (Fig. 21 *St*).

Die Form dieses Rohres bietet bedeutende individuelle Modifikationen dar. Was die in der Verwandlung begriffene Larve anbetrifft, so ist sie auch verschieden gestaltet, doch kann man immerhin bemerken, dass sie im Laufe der Entwicklung immer mehr in die Höhe wächst und eine cylindrische Gestalt anzunehmen beginnt. Diese Formänderung hängt mit der Entwicklung und dem Wachsthum einer der Knospen, die sich später in dem ersten Individuum der Kolonie ausbildet, zusammen. Da die letztere im Laufe der Entwicklung eine vertikale Stellung annimmt, so kann man vielleicht damit dieses Höhenwachsthum erklären. In dem definitiven

Entwicklungsstadium liegt dieses Individuum im oberen Theile der cylindrisch gewordenen jungen Kolonie, welche durch die Verwandlung der Larve und die Entwicklung der von der letzteren gebildeten Knospe entstanden ist (Fig. 23 und 24). An des Stelle der früher vorhandenen gebogenen und aus dem Fixationsapparat entstandenen Rohres ist ein ganzer aus Röhren bestehender Apparat erschienen, welcher mit dem ersten Ascidiozoide der Kolonie im Zusammenhange steht und die Anlage das System der Nährstolonen darstellt. Er besteht aus drei blindgeschlossenen Röhren (Fig. 24 *Stbl*), die im hinteren Theile der Kolonie in einem gemeinschaftlichen quer gelagerten Verbindungsrohr ausmünden, von dem wiederum nach hinten einige röhrenförmige Auftreibungen in die zipfelförmigen Auswüchse des Cellulosemantels sich fortsetzen. Die Zahl der blind geschlossenen Röhren ist sehr konstant; die hinteren Auftreibungen können aber manchmal fehlen, in anderen Fällen erscheinen sie dagegen in Form von drei blindgeschlossenen Schläuchen, die in die entsprechenden Celluloseauswüchse hineingehen. In Bezug auf die Form und Lage dieses hinteren Theiles der Nährstolonen bieten die jungen Kolonien der Distaplia mancherlei Verschiedenheiten dar. Die Dreizahl der vorderen Nährstolonen, welche derjenigen der Saugnäpfe und den kugelförmigen Erweiterungen des Stolo der Larve entspricht, giebt den Grund zur Vermuthung, dass die ersteren aus den letzteren entstehen. Ein solcher offenbar sehr plausibler Zusammenhang kann leider durch eine unmittelbare Beobachtung nicht festgestellt werden, da die inneren Theile der im Wachsthum begriffenen Kolonie durch die im Cellulosemantel sich befindenden Zellen verdeckt bleiben und von außen nicht deutlich sichtbar sind.

Außer den drei erwähnten Nährstolonen, die im hinteren Theil der jungen Kolonie zusammenfließen, kann man noch einen vierten erwähnen (Fig. 24 *Kns*), welcher vom Ektoderm der ersten Ascidiozoide nach hinten sich zieht und in Gemeinschaft mit den drei erwähnten Stolonen ausmündet. Dieser letztere Nährstolo bildet sich ziemlich früh aus der Knospe, tritt mit dem Stolo der in Verwandlung begriffenen Larve in Verbindung und spielt in so fern eine wichtige Rolle bei der Ausbildung der Knospe, als er zur Einführung der Zellen aus dem Larvenleibe in die Knospe dient. Darüber werden wir weiter noch Gelegenheit haben, etwas genauer zu sprechen.

Ich kann die Beschreibung der äußeren Entwicklungsvorgänge nicht verlassen, ohne eine eigenthümliche Verwachsung der in Ver-

wandlung begriffenen Larven Erwähnung zu thun. Man trifft namentlich nicht selten zwischen den verschieden gestalteten fixirten Larven auch solche, welche zu zweien mit einander verwachsen sind. Diese Zwillingsformen stellen in mancher Beziehung einige Eigenthümlichkeiten in ihrem Bau dar (Fig. 25). In erster Linie muss ich hervorheben, dass die beiden jungen Kolonien nicht nur durch ihre Mäntel mit einander verwachsen, sondern dass ihre Nährstolonen mit einander verbunden sind. Der Übergang beider Stolonen in einander tritt namentlich in der immer ziemlich engen Verwachsungsstelle beider Kolonien auf (Fig. 25). Durch diesen Verbindungskanal kann sich der Austausch zwischen den zelligen Elementen beider Kolonien vollziehen. Die zweite Eigenthümlichkeit der Zwillingsformen der Distaplia besteht darin, dass die Entwicklung der Knospen in beiden Kolonien immer ungleichmäßig erscheint. Während man in den entsprechenden Stadien der einfachen Kolonien die Knospen in einem ziemlich weit vorgeschrittenen Stadium antrifft, besitzt nur eine der beiden Kolonien der Zwillingsform ein so hoch ausgebildetes Ascidiozoid, während die Knospen der anderen Kolonie auf einer verhältnismäßig niederen Entwicklungsstufe bleiben.

Die histologischen Vorgänge, welche bei der Degeneration oder der Zerstörung der Larve sich abspielen, bieten ein besonderes Interesse dar, indem sie sich auf manche sehr wichtige, allgemein physiologische Fragen beziehen. Die Hauptfrage ist die: besteht die Zerstörung des Larvenleibes in dem Absterben seiner Elemente oder nur in einer Dissociirung der histologischen Elemente, wobei die letzteren in einen indifferenten Zustand übergehen? Wenn das Letztere der Fall ist, worin bestehen die weiteren Schicksale der dissociirten histologischen Elemente und wie werden dieselben bei der weiteren Entwicklung der Kolonie benutzt? In welcher Weise sind die in der Zerstörung begriffenen Elemente des Larvenleibes aus der Kolonie entfernt? In Bezug auf die Art und Weise dieser Entfernung bei der Zerstörung der Organe verschiedener Thiere existiren bekanntlich zwei verschiedene Meinungen: einige der Forscher gestehen namentlich den Leukocyten resp. den Phagocyten die Hauptrolle bei der Evakuation der überflüssigen oder der absterbenden Elemente zu, nach den anderen werden die absterbenden Elemente ganz einfach durch die Körperflüssigkeit aufgelöst und in dieser Weise entweder von dem Organismus benutzt oder aus dem Organismus entfernt. Die eben aufgestellten Fragen sind principiell sehr wichtig und stellen also die Hauptpunkte dar, auf welche die Aufmerksamkeit des Be-

obachters beim Studium der Zerstörungsprocesse am meisten gelenkt werden soll. Ich habe bei meinen Untersuchungen die Entscheidung dieser Fragen als Hauptaufgabe vor Augen gehabt und strebte danach, so viel mir wenigstens der Besitz des Materials erlaubte, die histologische Veränderung im Leibe der in Zerfall begriffenen Larve möglichst genau zu beobachten. Da aber die Larven von Distaplia beim Eintritt der Metamorphose den Schwanz abwerfen und sehr wichtige Momente der Zerstörung des Schwanzes, welche bei den anderen Ascidienarten zu beobachten sind, bei ihnen vermisst werden, so habe ich auch die Metamorphose anderer Ascidienarten (Botryllus, Diplosoma, Amauroecium) in den Kreis meiner Beobachtungen gezogen, um theilweise meine Ergebnisse an den Distaplien zu kontrolliren, theilweise dieselben zu ergänzen. Hier will ich auch meine diesbezüglichen Beobachtungen mittheilen.

Die jüngste in Zerstörung begriffene Larve, die ich in Schnitten zerlegte, befand sich im Beginn der Zerstörung; die meisten der Organe waren bei derselben noch intakt. Der Larvenleib ist stark zusammengezogen und in Folge dessen ist zwischen demselben und dem Cellulosemantel eine geräumige Höhle gebildet, in welcher schon mehrere freie Zellen gruppenweise angetroffen werden können (vgl. den Schnitt Fig. 26). Der Cellulosemantel ist stark verdickt und läuft in verschieden gestaltete Fortsätze aus, die auf dem Querschnitte wohl zu unterscheiden sind. Im Inneren des Cellulosemantels ist eine ungeheuere Menge von kleinen, gut gefärbten Zellen eingestreut, die auch haufenweise in der Nähe des Larvenleibes angesammelt sind und, wie wir es weiter sehen werden, von dort in den Cellulosemantel hineinwandern.

Die Durchmusterung einer Reihe von Querschnitten zeigt, dass ein Theil der Organe der Larve im Zustande der Zerstörung sich befinden und dass der Zerfall des Larvenleibes nicht überall gleichzeitig beginnt. Die ersten dem Zerfall unterliegenden Organe sind namentlich Muskeln und Kiemen, an denen man schon in dem in Rede stehenden Stadium bedeutende Zerstörungsvorgänge beobachtet. Das Ektoderm, welches meistens noch intakt bleibt, ist auch stellenweise stark modificirt. Die Hauptvorgänge, die man in demselben beobachtet, bestehen in der Dissociation seiner Elemente, welche schließlich zum förmlichen Zerreißen dieser Schicht führt. Ganz analoge Veränderungen erleiden die Körpermuskeln, welche sich vom Ektoderm abtrennen und in einzelne Zellen zerfallen. Dieselben können sehr leicht zwischen den anderen zelligen Elementen wegen

ihres stark lichtbrechenden und zu den Farben indifferenten Protoplasma erkannt werden. In den meisten Muskelzellen kann man den Kern nachweisen, welcher sich mit dem Hämalaun intensiv färbt. Die meisten Muskelzellen liegen noch im Raume zwischen dem Ektoderm und der Peribranchialhaut, sind aber sehr zerstreut.

Die interessantesten Zerstörungsvorgänge spielen sich im Kiemendarmapparat ab. Ich habe schon bei der Betrachtung des anatomischen Baues der Larve hervorgehoben, dass bei der Larve zwischen dem Epithel des Darmes manche Mesenchymzellen eindringen. Beim Eintritt der Metamorphose kommen diese Zellen aus der Darmwand heraus und gelangen in die Darmhöhle, wo sie sich haufenweise ansammeln und die ganze Höhle des Darmes ausfüllen (Fig. 26 *B*, *Mscd*). Dass es die Mesenchymzellen sind, welche durch die Darmwand hindurchwandern und in der Darmhöhle erscheinen, kann man sich leicht dadurch überzeugen, dass man noch im Inneren des Darmepithels solche Zellen antrifft, welche in verschiedener Tiefe des letzteren liegen. Die Einwanderung der Mesenchymzellen ins Innere des Darmepithels wurde oben genau beschrieben, so dass ich auf eine Beschreibung dieses Vorganges hier verzichten kann. Die Mesenchymzellen, welche um den Darm liegen, treten in dem in Rede stehenden Stadium ebenfalls in einem modificirten Zustande auf im Vergleich mit dem, welcher bei der Larve oben beschrieben wurde. Wir haben namentlich hervorgehoben, dass diese Zellen hoch und ziemlich groß bei der Larve sind und dass sie ungefähr epithelartig um den Darm liegen. Bei der in Verwandlung begriffenen Larve trennen sich die Zellen los, nehmen eine rundliche Gestalt an und sind den übrigen Mesenchymzellen vollkommen ähnlich.

Die Zahl der im Inneren des Larvenleibes vorhandenen freien Zellen ist nun enorm groß; besonders hoch erscheint dieselbe, wenn man sie mit der während der embryonalen Entwicklung oder bei der eben ausgeschlüpften Larve auftretenden vergleicht. Nicht nur die Leibes- und die Darmhöhle, sondern auch die Nährstolonen und der Kiemenapparat sind von den kleinen freibeweglichen Zellen überfüllt. Eine ungeheure Menge der erwähnten Zellen tritt auch im Inneren des Cellulosemantels und in der Cellulosehöhle auf. Die erste Frage, die uns bei der Betrachtung dieser überraschenden Menge freier Zellen sich aufdrängt, ist die über das Herkommen dieser Zellen. Sie könnten natürlich durch die Vermehrung der bereits im Embryo oder in der Larve vorhandenen freien Zellen entstehen. Dann müssten wir, auf Grund der ungeheueren Quantität

der Zellen, auch sehr verbreitete Theilungsvorgänge bei diesen Zellen beobachten. Ich habe dieselben fleißig gesucht und will hier bemerken, dass ich sowohl mitotische als amitotische Kerntheilungsfiguren äußerst selten in Mesenchymzellen angetroffen habe und dass diese beschränkte Zahl von Fällen solcher Theilungen jedenfalls die ungeheuere Zahl der Mesenchymzellen in dem betrachteten Stadium nicht erklären kann. Es muss also eine andere Quelle vorhanden sein, aus der diese Zellen ihren Ursprung nehmen, und ich glaube diese Quelle in den in Zerfall begriffenen Organen der Larve gefunden zu haben. Der große Theil der im Inneren der Leibeshöhle vorhandenen freien Zellen stammt von den in einzelnen Zellen zerfallenen Organen, und zwar vorerst vom Kiemensacke her. Darüber kann man bei der Betrachtung der Schnitte des Kiemensackes in den jetzt betrachteten und noch besser in den darauf folgenden Stadien sich überzeugen.

Wenden wir uns zur Betrachtung des Schnittes, welchen wir schon vorn in Bezug auf den Cellulosemantel benutzt haben (Fig. 26). Der Larvenleib ist in demselben an der Stelle des Gehirnganglions und der Kiemen durchschnitten; an der Seite des Larvenleibes liegt der Schnitt des Nährstolonen, welcher aus einer epithelialen Hülle und aus einer die Höhle des Stolo erfüllenden Masse freier Zellen besteht. Im Querschnitte durch den Larvenleib sieht man das Ganglion, welches sehr wenig verändert erscheint und aus der peripherischen Lage der ganz intakten Ganglienzellen und aus einer centralen Masse der Punktsubstanz besteht (Fig. 26 *G*). Neben dem Ganglion ist die Sinnesblase zu erkennen (Fig. 26 *Sb*), dieselbe ist im Gegensatz zu dem Gehirnganglion schon ziemlich stark degenerirt. Man findet in ihr keine Spur vom Auge resp. von der Otolithenblase, und das kommt hauptsächlich davon, weil die Pigmentzellen des Auges sich sehr frühzeitig von der Sinnesblase abtrennen und in die anderen Theile des Larvenkörpers wandern. Man trifft die Pigmenthautanfänge, welche ihrem Aussehen nach unzweifelhaft von der Pigmentschicht des Auges stammen, sehr weit von der Sinnesblase frei liegend; den Otolith habe ich auch in ziemlich großer Entfernung von der Sinnesblase gefunden. Zweitens sind auch die übrig gebliebenen Elemente der Sinnesblase stark modificirt, obgleich in dem Überreste der Sinnesblase bei den stärkeren Vergrößerungen noch die frühere Höhle erkannt werden kann; doch haben die Zellen derselben ihren früheren epithelialen Charakter verloren und in die poligonale oder abgerundete Zellenform verwandelt. Außer der

Sinnesblase kann man an den anderen Schnitten auch den Trichter erkennen, der wohl aus distinkten Epithelzellen besteht; die Trichteröffnung konnte ich nicht mehr nachweisen.

Die Kiemenhöhle ist an derjenigen Stelle durchschnitten, wo sie in zwei laterale Aussackungen sich fortsetzt. Die beiden Säcke sind durch die Leibeshöhle von einander getrennt, deren Stelle ich ebenfalls nur aus der Vergleichung des eben betrachteten Schnittes mit demjenigen der ausgebildeten Larve bestimmen konnte. Sonst findet man keine Grenze zwischen den verschiedenen Höhlen des Larvenleibes, theils desshalb, weil die Wände derselben zerstört sind, theils darum, weil die nämlichen Höhlen durch die freien Zellen vollständig verstopft sind. Die Peribranchialhöhlen kann man freilich nur stellenweise erkennen (*Prbr*): sie sind durch die eingewanderten Zellen von der Körperbedeckung abgetrennt und ziemlich stark gedrückt. Der Innenraum der Kiemensäcke ist von den verschiedenen Zellen erfüllt. An der Peripherie desselben erkennt man noch die einzelnen Theile der Kiemenkörbchen, die in verschiedenem Zustande des Zerfalls sich befinden. Einige von denselben lassen noch deutlich die epitheliale Struktur ihrer Wände erkennen (Fig. 26 *A*, *Kpf'*, *Kpf''*, *Kpf'''*), in den anderen sind die Zellen verlängert und bilden zusammen eine Masse, in der nur die Kerne scharf hervortreten; das Protoplasma ist länglich gestreift und bietet eine schwach imprägnirbare Substanz dar, in der nur in wenigen Fällen die Grenze der Zellen erkennbar ist. Offenbar stellt diese Veränderung der Kiemenzellen das Resultat der Dissociation dar, und wenn man nach der Richtung der Protoplasmastreifung urtheilt, so muss man annehmen, dass die degenerirten Zellen von der Peripherie des Organs nach dem Centrum desselben zu wandern beginnen. An der Peripherie der Kiemen sind noch einige freie Zellen zu erwähnen, die denjenigen der Kiemenpfeiler nach dem Bau ihrer Kerne ähneln und wahrscheinlich aus den zerfallenen Kiemen entstanden sind.

Das nächstfolgende Stadium (Fig. 20) stellt schon bei der Untersuchung von außen viel Auffallendes dar. Besonders muss man eine ungemein unregelmäßige, gelappte oder selbst verästelte Form des Larvenleibes hervorheben. Die Durchmusterung der Schnitte zeigt, dass dieselbe durch eine enorme Auswanderung der Zellen im Cellulosemantel bedingt ist. Diese Zellen, welche haufenweise um den Larvenleib angesammelt sind oder in Form von fadenartigen Strängen sich verbinden, verdecken jedenfalls den Larvenleib und

lassen die Form desselben an den totalen Präparaten nicht ganz bestimmt unterscheiden. Erst an den Schnitten kann man sich überzeugen, dass die Degenerationsvorgänge noch lange nicht vollendet sind. Der Zerfall der Organe erreicht nun seinen höchsten Entwicklungspunkt und desswegen ist dieses Stadium für die Erkenntnis der histologischen Processe besonders lehrreich.

Aus der Zusammenstellung der durch verschiedene Regionen des Larvenleibes durchgeführten Schnitte lässt sich im oberen Theile desselben ein großer Riss des Ektoderms konstatiren (Fig. 20 *H*, *Ecrs*), durch welchen der Kiemenapparat sowie verschiedene andere Eingeweide nach außen resp. in die Höhle des Cellulosemantels heraustreten. Derselbe betrifft die Rückenwand des Larvenleibes, liegt etwas seitwärts von der Längsachse und ist sehr lang, indem er bis zur Region des Ganglions reicht. Die Untersuchung der benachbarten Theile des Cellulosemantels lässt ziemlich große Stücken des Ektoderms mit den anliegenden Zellen anderer Organe außerhalb des Larvenleibes entdecken und führt damit den Beweis, dass der Ektodermriss nicht von dem einfachen Auseinanderweichen des Ektodermgewebes, sondern vom Herausfallen ziemlich bedeutender Stücken des letzteren bedingt ist. Die Ektodermzellen erscheinen dabei in verschiedenem Zustande: einige von ihnen bilden noch eine zusammenhängende Zellenschicht, in welcher ihre frühere Gestalt noch zu erkennen ist, die anderen sind nicht nur aus dem Verbande mit den benachbarten Zellen ausgetreten, sondern haben auch ihre Gestalt bedeutend verändert. Die ersteren sind cylindrisch gestaltet, ziehen sich an einem Ende, welches früher nach innen gerichtet war, fadenförmig aus und besitzen einen großen bläschenförmigen Kern, die letzteren haben eine amöbenartige Form und schicken konische oder lappenförmige Pseudopodien aus (vgl. Fig. 20 *F*). Das Vorkommen dieser letzteren Form der Ektodermzellen lässt den Schluss ziehen, dass diejenigen von denen, welche nach außen vom Larvenleib herausgeworfen sind, in freie Zellen sich verwandeln, die zu den amöbenartigen Bewegungen befähigt sind. Sie gehen also nicht zu Grunde, sondern wechseln ihre Form und verwandeln sich in indifferente Zellen, die ihrer Funktion nach sich verschieden verhalten. Ich muss hier bemerken, dass die Ektodermzellen von den übrigen aus dem Larvenleibe heraustretenden zelligen Elementen ganz gut durch ihr Protoplasma und ihren großen Kern sich unterscheiden; ihr Protoplasma färbt sich namentlich viel besser mit dem Hämalaun als das der anderen Zellen, ihre Kerne zeichnen sich überhaupt durch

die bedeutende Größe und durch das stark entwickelte Chromatinnetz aus. Das am Larvenleibe zurückbleibende Ektoderm besteht aus verschieden gestalteten Zellen; an einigen Stellen sind dieselben cylindrisch, an anderen platten sie sich ab und sehen endothelartig aus (Fig. 20 *H*, *Ee*).

Die Ektodermschicht begrenzt die Leibeshöhle, welche in Folge der Zusammenziehung des Kiemenapparates sehr erweitert erscheint (Fig. 20 *H*, *Lh*). Sie ist von verschiedenartigen Zellen erfüllt, die theils aus den früher vorhandenen Mesenchymzellen, theils aus Zellen der Muskelschicht und des prägastralen Entoderm bestehen. Die Mesenchymzellen stellen kleine, verschieden gestaltete Zellen dar, die gewöhnlich einen kleinen rundlichen, gut tingirbaren Kern enthalten. Das Protoplasma derselben erscheint in Form eines kleinen, um den Kern gelagerten Hofes, ist durchsichtig und feinkörnig. Einige von den Mesenchymzellen enthalten kleine unregelmäßige und sehr stark tingirbare Kerne, die an den mit Hämalaun gefärbten Präparaten in Folge ihrer Tinktionsfähigkeit besonders scharf hervortreten. Solche Zellen, welche in dem in Rede stehenden Stadium der Metamorphose nur vereinzelt vorkommen, sind in den folgenden Stadien sehr häufig und bilden die Hauptformen der Zellenpackete, von denen später die Rede sein wird. Die Mesenchymzellen bilden auch die Hauptmasse der Zellen, welche aus dem Larvenleibe in den Cellulosemantel eintreten. Sie kommen entweder durch kleine Risse des Ektoderms heraus und treten dann haufenweise in der Cellulosehöhle in der Nähe des Larvenleibes auf, oder gelangen zwischen die Ektodermzellen und kommen dann vereinzelt vor. Solche Haufen sieht man in jedem Schnitte und zwar zunächst in der Cellulosehöhle (Fig. 20 *H*, *Msz*), von wo sie später in die Celluloseschicht einwandern.

Die Muskelzellen (Fig. 20 *H*, *Mkz*) sehen an den gefärbten Präparaten so charakteristisch aus, dass man sie an jeder Stelle sehr leicht von den anderen Zellen erkennt. Sie sind länglich oval oder birnförmig und bestehen aus einem stark lichtbrechenden Protoplasma und einem länglichen Kern, welcher immer in der Nähe der Oberfläche der Zelle liegt. Das Protoplasma hat eine Tendenz, sich der Länge nach in kleine Fasern zu spalten: der Kern ist mit einem sehr distinkten Chromatinnetz versehen. Die meisten Muskelzellen sind noch intakt und bieten keine Andeutungen auf den Zerfall dar. Man trifft aber schon jetzt einige Muskelzellen im Inneren anderer Zellen und zwar in solchem Zustande, welcher keinen Zweifel darüber lässt, dass wir es

hier mit den Erscheinungen der Phagocytose zu thun haben. Freilich kommen solche Fälle nicht sehr oft vor; in manchen Schnitten habe ich eine oder zwei solcher gefressenen Muskelzellen angetroffen, was im Vergleich mit der ungeheueren Masse der überhaupt vorhandenen Muskelzellen nur einen unbedeutenden Procentsatz macht. Einige von solchen Zellen sind auf der Fig. 20 *B* dargestellt; sie bieten verschiedene Zustände der Phagocytose der Muskelzellen dar. Fig. 20 *B*, *a* repräsentirt eine Muskelzelle, die noch frei liegt; in der Nähe von derselben sind noch zwei Mesenchymzellen zu sehen, von denen eine dicht ihr anliegt. In dieser Muskelzelle konnte ich nicht den Kern nachweisen. Die zweite Zelle (Fig. 20 *B*, *b*) ist bereits im Inneren der zwei Mesenchymzellen eingeschlossen; sie enthält ebenfalls keinen Kern. Die Mesenchymzellen sind zusammengeflossen; man erkennt keine Grenze zwischen ihnen. Ihr gemeinschaftliches Protoplasma tritt in Form eines ziemlich dünnen Saumes um die Muskelzelle hervor. Die Ränder der Muskelzelle sind etwas zackig fein ausgeschnitten, was jedenfalls durch die Veränderungen dieser Zelle in Folge der Verdauung erklärt werden kann. Noch schärfer treten diese Erscheinungen in der Zelle *c* (Fig. 20 *B*) auf, wo nur eine Mesenchymzelle die Muskelzelle überwältigt. Die letztere ist kleiner als die beiden eben betrachteten und von dem Protoplasmasaum umgeben. Sie hat auch ihre charakteristische Gestalt verloren, erscheint namentlich in Form eines fünfeckigen Stückes der Muskelsubstanz, welche Form aller Wahrscheinlichkeit nach von der Verdauung eines Theiles derselben bedingt ist. Die Zellen *d* und *e* stellen endlich die letzten Stadien der Verdauung der Muskelzelle dar. Die Mesenchymzellen, die die Muskelzellen fressen, sind viel größer, als in allen früher betrachteten Fällen, und ihre bedeutende Größe hängt wahrscheinlich von den besonders günstigen Ernährungsverhältnissen ab. Im Inneren einer (*d*) oder zweier zusammengeflossener Mesenchymzellen sind die halbverdauten Muskelzellen eingeschlossen: sie sind bedeutend kleiner als die oben beschriebenen, in den Zellen Fig. *e* ist nur ein Überrest der Muskelzelle vorhanden, welcher aus einem dünnen und kleinen Stück kontraktiler Substanz besteht. In beiden auf der Fig. *d* und *e* abgebildeten Mesenchymzellen sind die Muskelzellen in der Vacuole eingeschlossen, welche letztere als Verdauungsvacuole zu betrachten ist.

Die eben betrachteten Präparate können offenbar nur vom Standpunkte der Phagocytose interpretirt werden. Für die Muskelzellen muss diese Erscheinung als unzweifelhaft angenommen werden.

Die Zerstörung der Muskelzellen durch die Mesenchymzellen, welche letztere die Rolle der Phagocyten spielen, geht sehr langsam vor sich; die Überreste der Muskelzellen trifft man noch in späteren Stadien der Metamorphose im Inneren der Mesenchymzellen an. Ob alle Muskelzellen in dieser Weise zerstört werden, das muss ich offen stehen lassen.

Die dritte Art der zelligen Elemente, die in der Leibeshöhle der degenerirten Larve sich befinden, stellen die Zellen des prägastralen Entoderms dar. Dieselben zeichnen sich immer durch den Besitz von bedeutender Quantität des Dotters aus, desswegen sind sie auch viel größer als die anderen Elemente des Larvenleibes. Der Inhalt der prägastralen Entodermzelle besteht aus einem feinkörnigen, die Peripherie der Zelle umhüllenden und sich an einem Pole derselben angesammelten Plasma und aus dem Dotter, welcher den größten Theil der Zelle ausfüllt (Fig. 20 *G*, *a*). Der letztere zerfällt in einzelne Stücke. Der große bläschenförmige und mit reichem Chromatinnetz versehene Kern liegt immer in der polaren Protoplasmaverdickung und zeichnet sich durch seine ansehnliche Größe von den Kernen anderer Zellen sehr scharf aus. Zwischen den prägastralen Entodermzellen trifft man außer den eben beschriebenen vereinzelten Zellen noch andere, die mit den Mesenchymzellen sich zusammen gruppiren. Diese letzteren Formen sind besonders interessant, indem sie verschiedene Stadien der Bildung der eigenthümlichen und in späteren Stadien der Metamorphose sehr verbreiteten Zellengruppen darstellen, die ich als Zellenpackete zu bezeichnen pflege. Auf der Fig. 20 *G*, *b*, *c*, *d* und *e* sind die verschiedenen Zustände der Bildung der Zellenpackete abgebildet. Der in Rede stehende Bildungsprocess fängt damit an, dass sich an der Entodermzelle eine, zwei oder drei kleine Mesenchymzellen anheften; dieselben zeichnen sich durch ihr Protoplasma und ihren Kern so scharf von der Entodermzelle aus, dass man sie von der letzteren sofort unterscheidet. Ihr Protoplasma ist viel heller als dasjenige der Entodermzelle; die kleinen Kerne sind dunkel gefärbt (Fig. 20 *G*, *b*, *Msz*). Sie fließen mit der Entodermzelle nicht zusammen und lassen ihre Grenze deutlich unterscheiden. In den weiter ausgebildeten Zellenpacketen nimmt die Zahl der angehefteten Zellen bedeutend zu. Die Zellengruppe *d* enthält sechs, die Zellengruppe *e* bis fünf solcher Mesenchymzellen (*Mz*). Einige von diesen Zellen sind schon bedeutend ausgewachsen, die anderen sind klein und ihrem Aussehen nach eben an der Entodermzelle angeheftet. Die großen Zellen enthalten den

Dotter, welcher in Form von Dotterballen in der Nähe des Kernes liegt. Was die Kerne der Mesenchymzellen anbetrifft, so sind dieselben verschieden gestaltet. Einige von diesen behalten noch ihre ursprüngliche Form, die anderen sind stark modificirt; sie haben bedeutend in ihrer Größe abgenommen, nehmen manchmal eine unregelmäßige Gestalt an und färben sich besonders intensiv mit dem Hämalaun, so dass sie in den Querschnitten in Form von kleinen glänzenden dunklen Körperchen sehr scharf hervortreten. Diese letzte Kernmodifikation ist für die Zellenpackete sehr charakteristisch.

Es fragt sich nun: wozu bilden sich solche Zellenkomplexe, die nicht nur bei den in der Degeneration begriffenen Distaplialarven, sondern auch bei den anderen Ascidien in demselben Degenerationszustande (z. B. beim Botryllus) vorkommen. Wir werden später sehen, dass diese Zellen in den weiteren Stadien in den Cellulosemantel übergehen und dort wieder in einzelne Zellen zerfallen. Den Zweck eines solchen Zusammenlebens der Mesenchymzellen mit den Entodermzellen muss man, wie mir scheint, in den Ernährungsbedingungen der ersteren suchen. Die Entodermzellen sind sehr reichlich mit dem Nahrungsmaterial versehen. Es ist sehr möglich, dass die Verdauung dieser Nährstoffe dem Protoplasma dieser Zellen allein eine schwere Aufgabe sein sollte; die Mesenchymzellen sind im Gegentheil sehr arm an Nahrungsmaterial und sehr begierig; sie überwältigen manche Zellen (z. B. die Muskelzellen), mit denen sie in Kontakt kommen. In den Entodermzellen finden sie gewiss eine reiche Beute und erscheinen desswegen in Bezug auf diese letzteren als Mitesser, welche in der Verdauung des Dottermaterials den letzteren helfen. Ich glaube nicht, dass sie das Protoplasma der Entodermzellen fressen; wenigstens konnte ich an mehreren Zellenpacketen selbst in den ziemlich weit fortgeschrittenen Stadien den Kern der Entodermzelle immer sehr gut unterscheiden; desswegen glaube ich, dass die Ausbeute der Mesenchymzellen nur aus dem Dotter und nicht aus dem Protoplasma besteht. Als ein wichtiger Beweis dafür, dass die Mesenchymzellen wirklich den Dotter der Entodermzellen zu fressen im Stande sind, dienen auch solche Mesenchymzellen, in deren Innerem noch die Theile des Dotters zu erkennen sind (vgl. Fig. 20 *G*, *e*, *Dt*).

Der Kiemenapparat resp. der Kiemensack nebst der dazu gehörenden Peribranchialhöhle ist durch seine ganze Länge zerrissen und einige der Kiemenpfeiler nebst den angrenzenden Theilen der

Peribranchialhöhle treten aus dem Larvenleibe durch den Ektodermriss heraus (Fig. 20 *H*, *K*, *Prbr*). Die äußere Peribranchialwand stellt eine unregelmäßige, aus endothelartigen Zellen bestehende Hülle dar, die auf einer Seite des Schnittes noch mit den Kiemenpfeilern in Zusammenhang steht, auf der anderen Seite abgerissen ist. An ihr kann man zwei Theile unterscheiden: einen, welcher noch die Überreste der Kieme umhüllt (Fig. 20 *H*, *Prbr*) und mit der Kieme nach außen heraustritt, und den anderen, welcher in dem jetzt in Rede stehenden Querschnitte mit dem ersteren durch einen feinen Kanal verbunden ist, in den weiter nach hinten folgenden Schnitten ganz isolirt erscheint (Fig. 20 *H*, *Cl*). Der letzterwähnte Theil ist die Kloakalhöhle, welche noch sehr lange während der Degeneration der Larve besteht und eines der Larvenorgane darstellt, welches am längsten den Zerstörungsprocessen widersteht. Der Kiemensack selbst bietet verschiedene Stadien des Zerfalls in seinen verschiedenen Theilen dar. Ein Theil desselben befindet sich noch im Inneren der Peribranchialhöhle und derselbe ist auch am wenigsten verändert. Er behält noch stellenweise die Höhlen und lässt manchmal die Zellen des cylindrischen Epithels erkennen. Es muss hervorgehoben werden, dass alle Zellen der Kiemenpfeiler nach außen, namentlich in der Austrittsstelle, gerichtet sind, was jedenfalls auf die Strömung des ganzen Organs nach außen hinweist. Diese Strömung äußert sich auch in der Streifung des Protoplasma der Kiemenzellen, die sehr deutlich auf den Schnitten hervortritt. Man kann auch verfolgen, wie diese Protoplasmazüge aus dem Larvenleibe heraustreten und mit den aus dem Larvenleib herausgetretenen Theilen des Kiemenapparates in Verbindung stehen. Die letzteren kommen in sehr verschiedenen Gestalten vor, welche allerdings die verschiedenen Stadien des Zerfalls repräsentiren. Auf der Fig. 20 *C* ist ein sehr wenig veränderter Kiemenpfeiler abgebildet, welcher noch den Blutsinus enthält und nach außen mit Cilien bedeckt ist. Derselbe ist aus dem Inneren des Larvenleibes genommen; es können aber auch äußerlich von dem Larvenleibe solche Kiemenstücken angetroffen werden (vgl. Fig. 20 *H*, *K*). Die meisten von diesen letzteren sind aber schon stark modificirt und ihre nächsten Veränderungen bestehen im Schwund der Cilien, die in eine unregelmäßige feinfaserige Masse sich verwandeln (Fig. 20 *D*), welche um den zerfallenen Kiemenpfeiler herum liegt. Gleichzeitig damit ändert sich auch die Gestalt der Kiemenzellen, indem dieselbe aus der cylindrischen in die polygonale übergeht. Der Blutsinus verschwindet dabei und der ganze

Kiemenpfeiler bietet einen unregelmäßigen Zellenklumpen dar (vgl. Fig. 20 *D* und *E*). Auf der Fig. 20 *E* sind die verschiedenen Stadien des Zerfalles auf einer und derselben Gruppe der Kiemenpfeiler sehr deutlich zu sehen. Das letzte Stadium der Kiemendegeneration besteht in der Dissociation der zelligen Elemente (Fig. 20 *E*), welche meistens am Rande der degenerirten Kiemenpfeiler anfängt und weiter nach dem Centrum desselben schreitet. Die abgetrennten Zellen sind rundlich, bestehen aus einem ziemlich hellen Protoplasma und aus einem rundlichen Kern und sind den Mesenchymzellen sehr ähnlich gebaut.

Die histologischen Veränderungen des Darmkanals sind denjenigen des Kiemenapparates analog. Sie bestehen ebenfalls in dem Zerfall der Darmwand in einzelne zellige Elemente. Fig. 20 *A* stellt einen Querschnitt durch den Darmkanal aus diesem Stadium dar. Das ganze Lumen des Darmes ist durch die Zellen erfüllt, welche zusammen einen großen Zellenhaufen bilden, welcher der Wand so innig angewachsen ist, dass die Grenzen desselben an einigen Stellen des Präparates vollkommen verwischt sind. An einigen Stellen (Fig. 20 *A*) treten die cylindrischen Zellen der Darmwand ganz deutlich hervor; aber schon in den benachbarten Stellen sind sie aus dem Verband ausgetreten und nehmen eine verästelte amöboide Gestalt an (vgl. z. B. an der Stelle, welche gegenüber dem Ektoderm [*Ec*] liegt). Außer diesen beiden Formen, von denen die letzterwähnte eine Veränderung der ersten darstellt, sind noch runde Zellen vorhanden, deren Entstehung aus den cylindrischen Zellen der Darmwand durch Übergangsformen verbunden ist. Die Darmwand ist überhaupt stark verdickt und besteht an der Peripherie aus den cylindrischen resp. verästelten Zellen; die runden Zellen sind hauptsächlich innerlich gelegen. Die innere Masse, welche sonst bei ihrem Ursprung aus rundlichen eingewanderten Zellen bestand, zeigt auch jetzt schöne abgerundete Zellen, die entweder vereinzelt oder im Verband mit den anderen Zellen vorkommen. Außer diesen Zellenformen erkennt man im Inneren der Darmwand noch die Zellen des prägastralen Entoderms (*prE*), welche durch ihren reichen Dottergehalt und ansehnliche Größe sich leicht von den anderen Zellen unterscheiden.

Vom Perikardium und Herzen ist keine Spur mehr vorhanden. Im Gegentheil behält das centrale Nervensystem resp. das Gehirnganglion nicht nur seine Form, sondern ist auch histologisch sehr wenig verändert. Die vom Ganglion austretenden Nerven können

auch in dem beschriebenen Stadium leicht unterschieden werden. Dem totalen Zerfall unterliegt die Sinnesblase, von der nun keine Spur mehr zu entdecken ist. Der Flimmertrichter ist der einzige Theil von dem embryonalen Nervenrohr, welcher auch in diesem Stadium noch intakt bleibt.

Das folgende Stadium, zu dem wir nun übergehen, ist im Vergleich mit dem zunächst betrachteten sehr weit vorgeschritten (Fig. 21), worauf man schon aus der verhältnismäßigen starken Entwicklung der Knospe schließen muss. Der Larvenleib erscheint in Form eines gebogenen und verästelten Rohres, welches einerseits mit der Knospe in Verbindung steht, andererseits durch eine blasenförmige Auftreibung endigt. Die letztere stellt eigentlich den Überrest des Larvenkörpers dar; was das Rohr anbetrifft, so ist dasselbe hauptsächlich aus dem Larvenstolo gebildet, welcher die Zerstörungsprodukte der meisten Larvenorgane trägt und desswegen sehr stark ausgewachsen ist. Von den beiden im Inneren des Larvenkörpers auftretenden und durch den Cellulosemantel hindurchschimmernden Höhlen ist eine der Überrest der Kloakalhöhle, die Deutung der anderen ist schwer zu bestimmen, doch vermuthe ich, dass dieselbe aus dem Ganglion in Folge der Verwandlung desselben in eine Blase entsteht. Den Grund zu dieser Vermuthung giebt uns die Betrachtung der Schnitte durch den Larvenleib; einer von diesen ist auf der Fig. 21 *A* abgebildet. Der Schnitt hat die Nervenblase in der Nähe der Wand derselben getroffen und in Folge dessen sieht man die Höhle der Blase nicht deutlich; die Kloakalblase ist gar nicht berührt. Ich füge die Abbildung dieses Schnittes nur desswegen bei, weil hier das epitheliale Rohr, welches mit der Blase in Verbindung steht, am besten zu sehen ist (Fig. 21 *Tr*). Dieses Rohr ist seinem Bau nach dem Trichter sehr ähnlich und ich finde überhaupt außer dem Trichter kein anderes Gebilde im Larvenleibe, welches in Form eines solchen Rohres auftreten könnte. Desswegen wage ich die Vermuthung, dass diese Blase aus der Verwandlung des Nervenganglions entstanden ist, ohne aber meiner Vermuthung den Werth einer Entscheidung dieser Frage beizumessen. Für die Richtigkeit meiner Vermuthung spricht jedenfalls noch das, dass der Trichter und das Ganglion bis auf das zuletzt beschriebene Stadium noch vorhanden waren und dass der Trichter gerade denselben Bau wie das eben beschriebene Rohr repräsentirt. Die Kloakalhöhle, die wir in dem vorhergehenden Stadium angetroffen haben und in weiteren Stadien ebenfalls antreffen, stellt eine ge-

räumige, mit dünnen endothelartigen Wänden begrenzte Höhle dar. Um die Zahl der Abbildungen nicht zu vermehren, will ich in Bezug auf den Bau und die Form dieser Höhle auf die Fig. 22 *A* verweisen. Obgleich die letztere einen Schnitt aus dem späteren Stadium repräsentirt, ist doch die Kloakalhöhle im Vergleich mit dem jetzt in Betracht stehenden gar nicht verändert.

Das Ektoderm besteht in dem citirten Querschnitte aus den ziemlich abgeflachten Zellen und liegt den Überresten der inneren Organe dicht an; nur an einer Stelle ist dasselbe künstlich abgerissen. Man trifft stellenweise noch hohe cylindrische Ektodermzellen an. Den größten Theil des Querschnittes nimmt eine geräumige Höhle ein, welche durch die dotterreichen, ziemlich großen Zellen begrenzt ist. Es ist schwer zu entscheiden, ob diese Höhle den Überrest der Darmhöhle darstellt oder ob sie mit der Zeit durch die Anlagerung der im Larvenleibe zurückgebliebenen Entodermzellen neu gebildet ist. Nach dem Bau der Zellen, welche die Wand dieser Höhle zusammensetzen, ist dies letztere viel wahrscheinlicher. Die Wand besteht namentlich aus großen dotterreichen und den den prägastralen Entodermzellen ähnlich gebauten Zellen, die stellenweise in einer Reihe, stellenweise in mehreren Schichten gelagert sind. Diese Zellen sind in keiner Weise den Epithelzellen des Darmes ähnlich und desswegen bin ich der Vermuthung nahe, dass diese Höhle erst nach dem Eliminiren der Zellen der Darmwand auftritt und zwar aus den Elementen des prägastralen Entoderms entsteht.

Von den Kiemen, vom Herzen, von der Peribranchialröhren und von den Muskeln trifft man in dem in Betrachtung stehenden Stadium keine Spuren.

In allen weiteren Stadien der Metamorphose stellt der Larvenleib eine Blase dar, die im Laufe der Zeit allmählich an ihrem Umfang abnimmt. Gleichzeitig damit wächst auch das aus dem Nährstolo und wahrscheinlich theilweise aus dem Larvenleibe entstandene verästelte Rohr weiter fort. Die beiden erwähnten Theile der zerfallenen Larve stehen mit einander in Verbindung, so dass die Elemente des zerfallenen Larvenleibes, außer denjenigen, welche in die Cellulosehöhle einwandern, in die Höhle des Nährstolo eintreten. Wir haben gesehen, dass die Knospe ebenfalls mit dem Nährstolo in Kommunikation tritt, sie bekommt ebenfalls einen Theil von den durch Zerfall des Larvenleibes entstehenden zelligen Elementen, welche in ihre Leibeshöhle einwandern und sich in die Mesenchymzellen verwandeln.

Die Cellulosehöhle und der Cellulosemantel enthalten verschiedene Elemente des zerfallenen Larvenkörpers. Es sind namentlich die Mesenchymzellen, die Zellen des prägastralen Entoderms und die aus ihnen und aus den Mesenchymzellen sich herausbildenden Zellenklumpen oder Zellenpackete, die man immer in einer gewissen Reihe der Stadien im Cellulosemantel auffindet. Der Übergang der genannten Elemente aus dem Larvenleibe in den Cellulosemantel ist schon beinahe vollendet. Wir haben gesehen, dass bei dem zuletzt beschriebenen Stadium (Fig. 21, 21 *A*) nur eine geringe Anzahl der früher vorhandenen Mesenchymzellen noch im Larvenleibe bleibt. Dieselben gehen auch aus dem Larvenleibe heraus, so dass man im Stadium Fig. 22 nur wenige Mesenchymzellen in der Leibeshöhle antrifft. Der blasenförmige Larvenleib enthält in seinem Inneren zwei Höhlen: eine, die wir mit dem indifferenten Namen Entodermhöhle bezeichnen werden (Fig. 22 *A*, *Enzh*), da sie von den grobkörnigen großen Entodermzellen begrenzt ist, und die andere, die wir ebenfalls schon in den früheren Stadien angetroffen und als Kloakalhöhle (Fig. 22 *A*, *Clh*) bezeichnet haben. Diese letztere bleibt im Vergleich mit dem zuletzt beschriebenen Stadium sehr wenig verändert; in der ersteren müssen wir einige nicht unwesentliche Erscheinungen notiren. Es ist namentlich das Vorkommen der dotterreichen Zellen im Inneren derselben, welche wahrscheinlich aus der Wand derselben in die Höhle selbst hineinwandern.

Das Schicksal der im Inneren der Entodermzellenhöhle auftretenden Zellen, wahrscheinlich auch der Wandzellen, ist von demjenigen der anderen Larvenzellen verschieden. Während die letzteren theils aus dem Larvenleibe heraustreten, theils (die Muskeln) gefressen werden, fließen die im Inneren der Entodermzellenhöhle sich befindenden Zellen zusammen und bilden einen soliden Klumpen, in dem zuerst die Grenzen der Zellen ziemlich deutlich sind, später aber verschwinden (Fig. 27 *Zkl*). Die Zellenkerne schwinden allmählich und der Zellenklumpen verwandelt sich in eine breiige Masse, die sich sehr schwach färben lässt und nur spärliche Kerne enthält. Ich konnte leider nicht genau bestimmen, was endlich mit dieser Masse geschieht. Das Aussehen derselben weist aber so unzweideutig auf das Absterben des Zellenplasma, welches auch mit dem Verschwinden der Zellenkerne im Einklange steht, dass man kaum zweifeln könnte, dass die in Rede stehende innere breiige Masse aus den abgestorbenen Zellen besteht.

Fig. 29 stellt einen Querschnitt durch die aus dem Larvenleibe

entstandene Blase im Endstadium des Larvenzerfalles dar. Die Blase ist dünnwandig, enthält eine ziemlich geräumige Höhle, in der keine Zellen mehr vorhanden sind. Das Einzige, was man in dieser Höhle antrifft, ist die breiige Masse (Fig. 29 *Zkl*), die jedenfalls im Vergleich mit dem zuletzt beschriebenen Stadium stark abgenommen hat. Ich konnte leider nicht die Frage entscheiden, was mit den früher vorhandenen Entodermzellen geschehen ist. Sie könnten entweder nach dem Beispiel der centralen Zellenklumpen in eine breiige Masse sich verwandeln, oder aus der Höhle herauswandern. Von diesen beiden Fällen scheint mir der letzte mehr plausibel, und zwar aus folgenden Gründen. Wenn die Zellen zerfallen, so müsste man nicht die Abnahme, sondern im Gegentheil eine Zunahme der breiigen Masse antreffen; wir finden aber die erste in einer sehr ausgesprochenen Weise auf. Zweitens muss ich hervorheben, dass ich bei der cylindrisch gestalteten jungen Kolonie immer in der Nähe der Blase eine Gruppe von Zellen angetroffen habe (Fig. 29 *B*), deren Elemente den Entodermzellen sehr ähnlich sehen. Sie sind rund, enthalten immer eine große Menge des mehr oder minder verdauten Dotters; ihre Größe hängt namentlich von der Quantität des in ihnen enthaltenen Dotters ab. Zwischen den Zellen habe ich in diesem Zellennest immer die Überreste der Sinnesblase angetroffen, namentlich diejenigen, welche scheinbar am wenigsten der Verdauung geeignet sind. Es sind namentlich erstens der Otolith, welcher vollkommen intakt bleibt und zweitens die Pigmentkörnchen, die freilich im Inneren der Zellen liegen, aber ebenfalls sehr wenig verändert bleiben. Sehr interessant ist das Verhalten dieser Zellengruppe zum Cellulosemantel, in welchem dieselbe eingeschlossen ist. Einige von den peripher liegenden Zellen ziehen sich namentlich in Fortsätze aus, durch welche sie in die Höhlen des Cellulosemantels eindringen; die anderen sind ebenfalls in die Cellulosehöhlen eingeschlossen, ohne dabei ihre kugelförmige Gestalt zu ändern. Man trifft endlich solche Zellen, die noch nicht ganz an der Peripherie der Zellengruppe liegen und doch von einer cellulosehnlichen Hülle umgeben sind. Alle angeführten Fälle weisen meiner Ansicht nach darauf hin, dass die Zellen endlich von der Cellulosesubstanz umwachsen und in den Cellulosemantel eingenommen werden.

Die breiige Masse, die im Inneren der Blase noch aufgefunden ist (Fig. 29 *Zkl*), besteht aus feinen Körnchen, ist unregelmäßig gestaltet und enthält einige zerstreute Zellenkerne, die an den gefärbten Präparaten sehr blass aussehen. Von dem Haupttheile dieser Masse

gehen zu der Peripherie der Blase mehrere unregelmäßige Stränge aus, die in der Nähe der Blasenwand sich haufenweise ansammeln. Um die Frage zu entscheiden, was mit diesen Körnchen weiter wird, habe ich den Bau der Zellen der Blasenwand besonders berücksichtigt und fand immer die Zellen mehr oder minder mit den Körnchen gefüllt (Fig. 29 *A*). Daraus schließe ich, dass die Abnahme der breiigen Masse, die in den letzten Stadien der Metamorphose ziemlich scharf hervortritt, von dem Auffressen derselben durch die Zellen der Blasenwand bedingt ist. Was endlich mit diesen Zellen wird, konnte ich nicht ermitteln; ich kann nur darauf hinweisen, dass dieselben dicht an dem Cellulosemantel anliegen und wahrscheinlich nach dem Beispiel mehrerer anderer zelliger Elemente in den Cellulosemantel aufgenommen werden.

Zum Schluss will ich noch einen anderen Theil der Larve, namentlich den Stolo berücksichtigen, den wir nur oberflächlich in unserer Beschreibung behandelt haben. Derselbe stellt in den jüngeren Stadien der Metamorphose ein regelmäßig verästeltes, in seinem Inneren eine mehr oder minder große Quantität von Mesenchymzellen enthaltendes Rohr dar. In den späteren Stadien schickt, wie es oben erwähnt ist, dasselbe drei Auftreibungen nach hinten und die gleiche Zahl nach oben aus, von denen die letzteren blasenförmig erscheinen und die für Distaplia eigenthümlichen Nährblasen repräsentiren (Fig. 23 und 24 *Nbl*). Der Hauptunterschied des Nährstolo von dem übrigen Leibe des in Zerfall begriffenen Larvenleibes besteht hauptsächlich darin, dass das Ektoderm desselben während der ganzen Metamorphose intakt bleibt und anstatt dünner zu werden — wie es namentlich im Larvenleibe der Fall ist, — im Gegentheil wegen des Auswachsens seiner Zellen sich verdickt. Die Zellen, welche die Höhle des Nährstolo ausfüllen, sind die aus der Leibeshöhle der Larve ausgewanderten Mesenchymzellen, die man schon bei den nicht ausgeschlüpften Larven antrifft. Im Laufe der Metamorphose wird ihre Zahl immer größer, bis sie endlich die ganze Höhle des Stolo vollkommen ausfüllen. Die blasenförmigen Auftreibungen allein scheinen von denselben frei zu bleiben. Zwischen den kleinen Mesodermzellen trifft man auch große dotterhaltige Zellen des prägastralen Entoderms, von denen manche noch die Überreste der unverdauten Muskeln enthalten (Fig. 23 *A* und 23 *B*).

Die Rolle des Stolo wird verständlich, wenn wir denken, dass dieses Organ während der Metamorphose in eine innige Verbindung mit der Knospe tritt. Er stellt ein Reservoir für allerlei Zellen dar,

die bei der Zerstörung des Larvenleibes frei werden; durch die Verbindungsöffnung des Knospenleibes mit dem Stolo werden diese Elemente in die Höhle der Knospe übergeführt und in der oder jener Weise für das Leben und die Entwicklung der Individuen der Kolonie verwendet. In dieser Beziehung stellt der Stolo ein für die Entwicklung der Kolonie wichtiges Organ dar.

Wir haben oben erwähnt, dass nicht alle Zellen des zerstörten Larvenleibes in den Stolo übergehen. Ein bedeutender Theil derselben gelangt in die Cellulosehöhle und von dort in den Cellulosemantel, wo sie während der verschiedenen Stadien der Metamorphose aufgefunden werden können.

Die weiteren Schicksale dieser Zellen wollen wir nun verfolgen. Es sind verschiedene Zellen, welche in den Cellulosemantel einwandern. In den ziemlich weit vorgeschrittenen Stadien der Metamorphose (Fig. 22) habe ich im Cellulosemantel die Phagocyten angetroffen, welche noch die Überreste von den Muskelfasern enthielten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die zerfallenen Ektodermzellen, die eine amöboide Gestalt annehmen, ebenfalls in den Cellulosemantel einwandern; ich habe auch mehrere kleine Zellen im Inneren des Cellulosemantels angetroffen, die an die Zellen der zerfallenen Kiemen erinnern. Den größten Theil der in dem Cellulosemantel während der Metamorphose enthaltenen Zellen bilden die früher beschriebenen Zellenpackete, die aus den Mesoderm- und aus den Entodermzellen entstehen und sich zu bewegen befähigt sind. Die Zahl dieser Zellen ist so groß, dass der Cellulosemantel dadurch ein eigenthümlich körniges und trübes Aussehen bekommt. Sie treten in den Querschnitten in Form von kleinen, hauptsächlich im Centrum der jungen Kolonie zerstreuten Zellennestern auf, in welchen die einzelnen Zellen sehr deutlich zu unterscheiden sind. Sie liegen im Inneren der Lakunen und füllen die letzteren vollkommen aus. Die Cellulose-lakunen stellen wahrscheinlich auch die Bahn dar, durch welche diese Zellen im Cellulosemantel sich fortbewegen. Da die Zellen sehr dicht an einander liegen, so ist es schwer, die eigentlichen Mesenchymzellen von den Entodermzellen zu unterscheiden und die Anwesenheit dieser letzteren nachzuweisen; dieselben sind aber ziemlich leicht zu beobachten, wenn die Zellenpackete schon in einzelne Zellen zerfallen. Dies geschieht in den jungen Kolonien, welche bereits eine cylindrische Gestalt angenommen haben.

Fig. 28 stellt einen Theil des Querschnittes durch den Cellulosemantel einer cylindrischen jungen Kolonie dar. Man sieht ein

Paar große, durch die Cellulosescheidenwände getrennte Cellulose-lakunen, und zwischen ihnen die kleinere, die durch die Zellen-packete erfüllt sind. Die letzteren befinden sich in verschiedenem Grade der Dissociation ihrer Zellen. Im Zellenpackete *A* sind noch die einzelnen Zellen dicht zusammengelegt, während in den Zellen-packeten *B* und *C* dieselben zum größten Theil aus ihrem Verband befreit sind. Im Zellenpackete *C* sieht man deutlich zwischen den einzelnen Zellen den großen Zellkern, welcher offenbar der Ento-dermzelle angehört: er unterscheidet sich (Fig. 28 *prE*) von den übrigen Zellkernen durch seine Größe und durch seinen Bau. Auf der Fig. 28 *B* ist ein Zellennest mit den darin eingeschlossenen dis-sociirten Zellen abgebildet; am Rande der Lakune, welche ein Zellenpacket einschließt, erkennt man sehr leicht auch den großen Zellkern der Entodermzelle, welcher blasenförmig ist und ein reiches Chromatinnetz enthält (*prE*). Die befreiten Zellen liegen entweder isolirt oder in kleine Gruppen zusammengehäuft.

An demselben Querschnitte erkennt man auch die weiteren Sta-dien der Ausbildung der befreiten Zellen (Fig. 28 *A*). Die Zellen ordnen sich entweder an der Wand der Celluloselakune oder liegen klumpenweise zusammen; das Wesentlichste, welches in beiden Fällen zu beobachten ist, besteht darin, dass um die Zellen eine Cellulose-substanz sich ausscheidet, welche die Zellen umgiebt und von ein-ander abtrennt. Jede Zelle wird in eine von der Cellulosesubstanz begrenzte Hülle eingeschlossen (*Cel*); sie liegt derselben nicht dicht an, sondern ist von einem vacuolenartigen Hof umgeben. In diesem Zustande stellt also jede Zelle eine kleine Celluloselakune dar, die von der ausgebildeten Lakune nur durch ihre Größe und durch die Form der in ihr eingeschlossenen Zelle sich unterscheidet. In den späteren Stadien wird dieser Größenunterschied ausgeglichen und die Zellen verwandeln sich in Celluloselakunen.

Die Degenerationserscheinungen, die bekanntlich bei mehreren Synascidien entweder bei der Ausbildung der Kolonie oder während des Lebens der ausgebildeten Kolonie auftreten, sind bis jetzt in histologischer Beziehung sehr wenig erforscht. Sie bieten doch so viel Interessantes und für die allgemeine biologische Frage Wichtiges dar, dass eine genaue Untersuchung derselben von manchen Seiten als unumgänglich nothwendig erscheint. Besonders haben dazu die zahlreichen und geistvollen Untersuchungen von Metschnikoff über

die Phagocytose einen Anstoß gegeben. Den Gedanken über die Phagocytose haben schon mehrere Arbeiten im Gebiete der Degenerationsgeschichte verschiedener Thiere hervorgerufen, die theilweise die allgemeine Verbreitung dieser Erscheinung bestätigen, theilweise dieselbe in bedeutendem Grade beschränken. Die Anhänger der METSCHNIKOFF'schen Ansichten über die allgemeine Verbreitung der Phagocytose schreiben den Phagocyten eine ungemein große Rolle bei der Zerstörung der Individuen der Ascidienkolonie zu und sind geneigt, die ganze Degenerationserscheinung, welche in der Ascidienkolonie vor sich geht, durch die phagocytäre Thätigkeit der Mantelzellen zu erklären. So sagt z. B. KOWALEVSKY[1] Folgendes: »Wir sehen bei diesen Ascidien (Synascidien), wie bei Botryllus, die Ascidie der ersten Generation, nachdem dieselbe durch Knospung die Kolonie gebildet hat, zu Grunde gehen und finden, dass dieselbe von den Mantelzellen verzehrt wird. Eine ganz ähnliche Erscheinung ist von DELLA VALLE für Distaplia und Aplidium beschrieben, bei denen, bei ungünstigen äußeren Verhältnissen, alle ausgewachsenen Individuen der Kolonie zu Grunde gehen; sie werden von den Mantelzellen aufgenommen resp. verdaut und bei Eintritt günstiger Verhältnisse bilden sich neue Individuen aus den verbliebenen jungen Knospen. Überhaupt ist die Phagocytose eine sehr verbreitete und eine große Rolle im Leben der Ascidien spielende Erscheinung.« Diese Angaben von KOWALEVSKY stimmen mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen über die Degenerationserscheinungen nicht überein. Die Thatsachen, die ich oben genauer aus einander gesetzt habe, weisen vielmehr darauf hin, dass bei dem sogen. Absterben der Larve die Zellen derselben in sehr beschränktem Maße zu Grunde gehen, dass der größte Theil derselben nur aus dem Verbande mit den anderen Zellen tritt und befreit wird. Ferner habe ich keinen Grund anzunehmen, dass bei den Degenerationserscheinungen die Mantelzellen irgend eine Rolle spielen; im Gegentheil, Alles, was ich zu beobachten im Stande war, beweist nur, dass die Larvenzellen in den Cellulosemantel eintreten; sie werden dort nicht verzehrt, sondern in Cellulosezellen verwandelt, welche das ungeheure Wachsthum des Cellulosemantels während der Metamorphose bedingen. Die Divergenz meiner Ergebnisse mit der Ansicht von KOWALEVSKY hat mich gezwungen, die Metamorphose und die Degenerationsvor-

[1] KOWALEVSKY, Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg. T. XXXVIII. No. 10. pag. 7.

gänge anderer Synascidien vom Standpunkte der Phagocytose zu untersuchen. Ich werde hier nicht in die Einzelheiten des ganzen komplicirten Degenerationsprocesses eingehen und will nur einzelne Punkte, welche in näherer Beziehung zu den von KOWALEVSKY hervorgehobenen Punkten stehen, berücksichtigen. Ich habe namentlich die Degenerationserscheinungen einer nicht näher bestimmten Botryllusspecies und die Zerstörungsvorgänge des Schwanzes der Diplosoma Listeri und des Amauroecium roseum untersucht.

Die Vorgänge, die ich bei der Degeneration des Botryllus zu beobachten im Stande war, stimmen mit den oben für Distaplia magnilarva beschriebenen vollkommen überein. Es handelt sich in beiden Fällen um eine Dissociation der Elemente der Organe, wobei die einzelnen Zellen sich befreien und die Höhle der degenerirten Individuen erfüllen. Sie gehen dann in die Leibeshöhle der Knospe hinein und stellen die Blutkörperchen zusammen, die ich in Übereinstimmung mit OKA[1] immer verschieden gestaltet auffand. OKA ist in Bezug auf den Ursprung der Blutkörperchen zu keinen bestimmten Resultaten gelangt. Er sagt darüber[2]: »Während der Knospenbildung konnte ich nie einen Zusammenhang zwischen bestimmten Geweben und den Blutelementen finden, und die Frage in Bezug auf die Herkunft der letzteren muss in der Embryonalentwicklung untersucht werden.« Er konnte aber diese Frage ganz leicht entscheiden, hätte er die Verhältnisse des degenerirten Individuums zu der Knospe näher berücksichtigt. Der Übergang der Zellen des degenerirten Individuums in die Knospe tritt erst in den letzten Stadien der Knospenentwicklung (was mit den letzten Stadien der Degeneration zusammenfällt) ein. Bei den jungen Knospen des Botryllus findet man bekanntlich äußerst wenige Mesenchymzellen im Inneren der Leibeshöhle; sie kommen erst dann, wenn schon im degenerirten Individuum, welches mit der Knospe bis auf die letzten Stadien der Degeneration in Verbindung steht, die freien Zellen in großer Menge angehäuft sind.

Was die Form der histologischen Elemente, die man im degenerirten Individuum des Botryllus findet, anbetrifft, so stimmt auch dieselbe mit derjenigen der Distaplia vollkommen überein. In der im Zerfall begriffenen Larve des Botryllus findet man verschiedene

---

[1] OKA, Über die Knospung der Botrylliden. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LIV.

[2] OKA, l. c. pag. 538.

zellige Elemente: die Muskelzellen, die freien Mesenchymzellen, die Zellen des zerfallenen Kiemenapparates und der anderen Organe, deren Dissociation beim Botryllus eben so leicht wie bei der Distaplia verfolgt werden kann. Außer diesen Zellen trifft man im Inneren der Leibeshöhle der degenerirten Larve auch die Konglomerate der kleinen Zellen, welche den Zellenpacketen der Distaplia bis auf die Einzelheiten vollkommen entsprechen (Fig. 30 *f*, *g*, *h*, *i*). Die letzteren entstehen auch in der für die Distaplia angegebenen Weise, indem man zwischen ihnen die verschiedenen Stadien der Zellenverbindung findet. Als Centrum bei der Bildung der Zellenpackete dienen, wie es scheint, die großen dotterreichen freien Zellen der Leibeshöhle der Larve resp. des im Zerfall begriffenen Individuums (Fig. 30 *i*), an welche sich die anderen Mesenchymzellen anheften. Die Kerne dieser Zellen sind beim Botryllus von denen der anderen Mesenchymzellen nicht in dem Grade verschieden, wie es bei der Distaplia der Fall ist. Desswegen können dieselben in den späteren Degenerationsstadien nicht so leicht, wie bei der eben erwähnten Synascidie aufgefunden werden. Die Zahl der die Zellenpackete zusammensetzenden Elemente ist sehr verschieden. Während die großen Zellenpackete bis zu 15 Zellen enthalten, beträgt die Zahl der Zellen in den kleineren bis sechs (vgl. Fig. 30 *f*, *g*, *h*). An den Randzellen konnte ich mehrmals die pseudopodienartigen Fortsätze beobachten, welche offenbar auf das Vermögen der amöbenartigen Bewegungen hinweisen. Im Gegensatz zu den oben beschriebenen Lebensverhältnissen der Zellenpackete der Distaplia konnte ich niemals die letzteren im Inneren des Cellulosemantels antreffen, während ich in der Leibeshöhle der Knospe immer eine mehr oder minder große Anzahl der Zellenpackete fand, die mit den anderen zelligen Elementen frei schwammen. Ein solches Verhalten der Zellenpackete bei Botryllus findet seine Erklärung in der Beschaffenheit des Cellulosemantels dieser Ascidie, welcher eine kompakte Cellulosemasse darstellt und keine Lakunen in sich nachweisen lässt. Die stark belasteten Zellenpackete scheinen nur für die Bewegung in den flüssigen Medien angepasst zu sein. Das weitere Schicksal der Zellenpackete beim Botryllus ist mir unbekannt geblieben. Bei den alten Knospen habe ich immer dieselben in unverändertem Zustande angetroffen; ob sie später in einzelne Zellen zerfallen, wie es bei der Distaplia der Fall ist, konnte ich nicht nachweisen.

Die Larvenmuskeln aller von mir untersuchten Synascidien werden von den Phagocyten aufgefressen; die verschiedenen Stadien

der Metamorphose dieser Synascidien bieten sehr instruktive Bilder der Phagocytose dar. Bei der Diplosoma Listeri unterliegen diesem Schicksal nur die Muskelzellen des Schwanzes, beim Botryllus, wo der ganze Larvenleib zerfällt, werden auch die Muskelzellen des Leibes von den Phagocyten verzehrt. Die Phagocytose geht bei den beiden erwähnten Synascidienarten in übereinstimmender Weise vor sich und hat mit den von Kowalevsky bei Phalusia mamillata beschriebenen Erscheinungen sehr viel Ähnlichkeit.

Nach den Angaben von Kowalevsky[1] ändert sich der Bau der Muskelzellen, bevor die letzten noch nicht mit den Phagocyten in Berührung treten und diese Veränderungen beziehen sich hauptsächlich auf den Kern. Während der Kern der »noch funktionirenden Muskelzellen bei den Anfängen der Metamorphose meist körnig und sehr blass gefärbt erscheint«, »sieht er in den weiteren Stadien wie ein ziemlich großes Bläschen, resp. Vacuole aus, in welcher ein sich tief färbendes Kernkörperchen, resp. Nucleolus liegt, dabei scheint er etwas an Größe zugenommen zu haben.« Ich brauche kaum zu erwähnen, dass die ersten Veränderungen im Schwanze der Botrylluslarve, nachdem dieselbe sich festgesetzt hat, denjenigen anderer Ascidien vollständig gleich sind. Die Muskel- resp. Chordazellen des Schwanzes zerfallen in ihre Elemente, die theils vereinzelt, theils gruppenweise in der Leibeshöhle der Larve zwischen den Mesenchymzellen liegen. Die Muskelzellen sind im Anfang der Metamorphose mit ovalen Kernen versehen. Man trifft aber schon ziemlich bald nach der Festsetzung der Larve einige Muskelzellen, bei denen die Kerne in einer ziemlich charakteristischen Weise verändert erscheinen. Im Inneren des Kernes treten namentlich Vacuolen auf (Fig. 30 *c*), die ich immer zunächst an beiden Polen antraf. Der Kern ist dabei geschrumpft und nimmt eine unregelmäßige Gestalt an. Obgleich die Vacuolen dem Kerne anliegen, sind sie doch an beide Pole desselben gestellt, so dass man glauben könnte, als ob sie in dem Muskelplasma sich bilden. Sie bilden sich doch im Kerne selbst und als Beweis dafür kann man anführen, dass man am Rande derselben immer kleine Stückchen der Kernsubstanz antrifft. Dies zeigt, dass auch durch die beschriebenen Veränderungen des Kernes die Zerstörung desselben eintritt. Die folgenden Veränderungen des Kernes bringen die weiteren Beweise für diese Meinung bei. Fig. 30 *b* stellt eine Muskelzelle dar, die bereits im Inneren

[1] Kowalevsky, l. c. pag. 15.

einer Phagocyte eingeschlossen ist. In welcher Weise die Umhüllung der Muskelzelle durch die phagocytäre Zelle geschieht, konnte ich an meinen Präparaten nicht nachweisen; die genau beschriebenen analogen Erscheinungen bei den anderen Ascidien (vgl. Kowalevsky l. c.) und bei den anderen Thieren[1] können diese Lücke erfüllen. Ich habe immer die Muskelzellen vollständig durch die Phagocyte eingehüllt gefunden; das Protoplasma der letzteren bildet einen feinen Saum um die Muskelzelle, tritt aber stellenweise über die Oberfläche derselben in Form von mehr oder minder großen Lappen hervor. Die Muskelzelle behält noch ihre ursprüngliche Gestalt und lässt die Streifung ganz deutlich unterscheiden. Was den Kern anbetrifft, so findet man an der Stelle desselben eine Gruppe von Vacuolen, zwischen welchen die Überreste des Kernes in Form kleiner Stücke von Chromatinsubstanz liegen. In allen weiteren Stadien (Fig. 30 *a* und *d*) kann man den Kern nicht mehr unterscheiden. An der Stelle desselben findet man zunächst die Vacuole (Fig. 30 *a* und *d*), die später auch verschwindet.

Gleichzeitig mit den beschriebenen Kernänderungen geht auch die Veränderung des Muskelplasma vor sich. In den ersten Stadien der Phagocytose bleibt die Muskelsubstanz ziemlich intakt; man kann an derselben noch die Quer- resp. Längsstreifen sehr deutlich unterscheiden. Später treten im Inneren des Muskelplasma die Vacuolen auf, deren Zahl immer zunimmt; der Rand der Muskelzelle wird unregelmäßig ausgeschnitten, als ob die Muskelzelle angebissen wäre. Die Streifung schwindet vollständig. Mit den eben beschriebenen Formen der Muskelzellen zusammen habe ich aber auch solche angetroffen, wo die Muskelzelle in mehr oder minder kleine Stücke zerfallen ist und welche an die von Kowalevsky beschriebene Zerstückelung der Muskelzelle erinnert. Die letzte scheint für die Phagocytose nicht so charakteristisch zu sein, wie es von Kowalevsky angenommen wurde; vielmehr treffen wir sehr verschiedene Veränderungsbilder der Zellen im Inneren der Phagocyte, was nur beweist, dass das Verzehren der Muskelzellen in verschiedener Weise vor sich gehen kann. Im Inneren der Phagocyten habe ich auch kleine rundliche Stückchen der Muskelsubstanz angetroffen, welche bereits halb verdaut waren und in denen ich keine Vacuolen zu entdecken im Stande war.

[1] Vgl. Metschnikoff, Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten aus dem zoolog. Institut der Universität in Wien.

Die Phagocyten, welche die Muskelzellen auffressen, zeichnen sich durch ihre großen blasenförmigen Kerne von anderen in der Leibeshöhle der genannten Ascidienarten vorkommenden freien Zellen aus. Ob es besondere speciell zur Ernährung mit den Muskelzellen angepasste Zellen sind, oder ob die gewöhnlichen Mesenchymzellen in Folge der Ernährung ihren Kern so verändert haben, konnte ich nicht entscheiden. Zwischen den Zellen, welche die Leibeshöhle der Larve resp. des ersten Individuums der Kolonie erfüllen, trifft man offenbar ganz verschiedene Formen mit verschieden großen Kernen; es ist desswegen sehr möglich, dass nur solche mit großen Kernen versehene Zellen die Muskelzellen zu bewältigen im Stande sind. Ich habe immer nur eine Zelle um die Muskelzelle gesehen, nur ausnahmsweise waren dieselben zu zweien zusammengeflossen. Immerhin treten im Protoplasma der Phagocyten interessante Erscheinungen hervor, welche hauptsächlich in der starken Vacuolisirung desselben sich äußern. Dieselbe scheint mit den Ernährungsverhältnissen der Phagocyten in Zusammenhang zu stehen; je weiter die Verdauung fortschreitet, desto mehr erscheint das Protoplasma der Phagocyten vacuolisirt. Bei den mit Muskelzellen stark belasteten Phagocyten hat das Protoplasma eine schaumige Struktur (Fig. 30 *d*). Dasselbe treffen wir auch in den festgesetzten Larven von Diplosoma Listeri, bei denen die phagocytären Erscheinungen mit denjenigen des Botryllus so übereinstimmend sind, dass ich auf die specielle Beschreibung desselben verzichten kann. Fig. 31 *a*, *b*, *c* stellt drei Phagocyten der Diplosoma Listeri dar, welche die Muskelzellen des Schwanzes in verschiedenem Zustande der Verdauung enthalten. In allen drei Phagocyten ist die Verdauung bereits ziemlich weit fortgeschritten; man findet im Inneren derselben verschieden große Stücke der Muskelzellen, die in Folge der Verdauung die unregelmäßigen Gestalten angenommen haben. Trotzdem kann man in einigen Muskelstücken noch die Streifung sehr deutlich unterscheiden. In den meisten Muskelstücken ist das Protoplasma stark vacuolisirt.

Endlich will ich ein Paar Worte über den Zerfall der Muskelzellen der Leibeswand hinzufügen, den ich an den fixirten Larven von Botryllus zu beobachten die Gelegenheit hatte. Beim Eintritt der Degenerationserscheinung der Botrylluslarven lösen sich die Muskelzellen von der Leibeswand ab und fallen in die Leibeshöhle hinein, wo sie eine Zeit lang verweilen. In den späteren Stadien habe ich die Bruchstücke dieser Muskelzellen in verschiedenen

Zellen: in den Zellen der Leibeswand sowie in den freien Mesenchymzellen angetroffen (Fig. 30 *Mkz*, *Mk*). Sie waren von verschiedener Gestalt und von verschiedener Größe. Einige von ihnen sahen so aus, als ob sie abgebrochen wären, die anderen stellten abgerundete Stücke der Muskelsubstanz dar; einige lagen im Zellenplasma frei, die anderen wurden von einer Vacuole umgeben. Der Zustand solcher in den Zellen eingeschlossener Stücke der Muskelsubstanz, sowie die Verschiedenheit in ihrer Größe lässt, wie es scheint, keinen Zweifel übrig, dass wir es hier mit denselben phagocytären Erscheinungen, wie beim Auffressen der Schwanzmuskeln zu thun haben.

Aus den hier erörterten Thatsachen in Bezug auf die Degenerationserscheinungen verschiedener Synascidien geht hervor, dass dieselben viel komplicirter sind, als man es von vorn herein vermuthen könnte. Man hat namentlich bis jetzt angenommen, dass die Larve von Botryllus einfach zu Grunde geht und dass ihre Elemente von den Mantelzellen aufgefressen werden (vgl. Kowalevsky, l. c.); die Erscheinungen der Distaplia magnilarva sind derjenigen von Botryllus analog und man könnte ebenfalls annehmen, dass bei der Metamorphose der Distaplia dieselben Vorgänge sich abspielen, wie bei Botryllus, d. h. dass hier ebenfalls das Absterben der Larve stattfindet. Wenn man unter dem »Absterben« die Vernichtung des Organismus und seiner Elemente versteht, so haben wir weder bei Distaplia, noch bei Botryllus eigentlich kein Absterben des Individuums, sondern einen komplicirten Process, bei welchem der Zerfall des Larvenleibes in einzelne Elemente die Hauptrolle spielt. Die aus dem Verband mit den anderen Zellen des Gewebes ausgetretenen Zellen unterliegen dann verschiedenen Veränderungen: einige von ihnen sterben ab und werden von den anderen Zellen gefressen, die anderen bleiben lebenskräftig und tragen in der oder jener Weise zu der Bildung eines neuen Individuums bei. Die Degenerationserscheinungen der Synascidienkolonie gehen Hand in Hand mit den Regenerationsprocessen, welche immerhin zur Verjüngung der Kolonie führen.

Die zelligen Elemente, welche keiner Degeneration unterliegen und unverändert aus dem Leibe der Larve in denselben der Knospe übergehen, bedürfen keiner besonderen Besprechung. Sie bestehen hauptsächlich aus kleinen Mesenchymzellen, zu denen noch einige amöboid entartete Zellen der früheren Organe (Ektodermzellen, Zellen des Darmkanals etc.) hinzugefügt sind.

Das meiste Interesse knüpft sich an die zelligen Elemente der

zweiten Kategorie: einige von diesen sterben ab und verwandeln sich entweder in eine breiige Masse oder bleiben intakt. In beiden Fällen werden sie endlich von den anderen Zellen des Larvenkörpers aufgefressen; in beiden Fällen haben wir es mit einer Phagocytose zu thun. Das Auffressen der breiigen Masse, welche aus einem vollkommen zerfallenen Protoplasma besteht, kann dadurch bewiesen werden, dass im Inneren der Zellen des Larvenkörpers die Körnchen angetroffen werden können, die aus der breiigen Masse stammen. Die Phagocytose anderer Zellen (hauptsächlich der Muskelzellen und Chordazellen) geht in typischer Weise vor sich. Die abgestorbenen oder jedenfalls sehr veränderten Muskelzellen werden von dem Protoplasma der Mesenchymzellen umgeben und im Inneren derselben verdaut. In dieser Beziehung stimmen meine an Botryllus, Diplosoma und Amauroecium gewonnenen Ergebnisse mit denjenigen von Kowalevsky an den einfachen Ascidien angestellten Untersuchungen vollkommen überein. In allen Fällen sind es die Mesenchymzellen, welchen man die phagocytäre Rolle zuschreiben soll. Der Unterschied zwischen meinen Untersuchungen und denjenigen von Kowalevsky bezieht sich auf die Erscheinungen von sekundärem Werthe, namentlich auf die Zahl der Mesodermzellen, die die Muskelzellen überwältigen, auf die Art des Zerfalls der Muskelzellen im Inneren der Phagocyten etc.

Die Ergebnisse meiner an den Ascidien angestellten Untersuchungen stehen aber zu denjenigen, welche bei der Degeneration des Batrachierschwanzes von Metschnikoff[1] aufgefunden wurden, in schroffem Gegensatz.

Metschnikoff sagt nämlich: »L'examen minutieux demontre en realité que les leucocytes ne prennent aucune part a l'atrophie des muscles des tetards« (l. c. pag. 5). Die Zerstörung der Muskelfasern des Schwanzes fängt damit an, dass das Sarkoplasma und die Kerne bedeutend anwachsen (pag. 4). Das Sarkoplasma und die Kerne differenziren sich dann weiter in eine gewisse Zahl der Zellen, die dann ins Innere der Muskelfibrillen eindringen. Die in der angegebenen Weise entstandenen Zellen treiben einige Auswüchse zwischen die Muskelfibrillen und rufen damit eine Dislokation des Muskelbündels hervor (l. c. pag. 4 u. 5). Im Laufe der Entwicklung wickeln die sarkoplastischen Zellen die Stücke des

[1] Metschnikoff, La phagocytose musculaire. Annales de l'Institut Pasteur. T. VI. 1892. No. 1.

Myoplasma herum und dann soll die Verdauung der letzteren geschehen, welche auf die phagocytäre Rolle der sarkoplastischen Zellen hinweist.

Bei der Verwerthung dieser interessanten Erscheinungen müssen wir immer vor Augen halten, dass das Sarkoplasma und Myoplasma die Theile einer und derselben ursprünglich undifferenzirten Mesodermzelle darstellen. METSCHNIKOFF sagt darüber selbst: »L'examen des muscles tout jeunes demontre facilement que le sarcoplasma tire son origine du protoplasme de la cellule qui donne naissance au faisceau musculaire« (l. c. pag. 4). Die beiden Bestandtheile des Muskelbündels stehen auch in den definitiv entwickelten Muskeln in einer innigen Beziehung mit einander. Darüber sagt METSCHNIKOFF: »le Sarcoplasma est composé de protoplasma amorphe et très finement granuleux, qui remplit les interstices entre les fibrilles et se concentre autour des noyaux musculaires« (l. c. pag. 4). Wenn wir auf Grund dieser anatomischen und embryologischen Verhältnisse die Bildung des Muskelbündels und die Atrophie desselben betrachten, so sehen wir daraus, dass die beiden Vorgänge, trotzdem dass sie einander vollkommen entgegengesetzt sind, doch die Folgen einer und derselben Beschaffenheit der ursprünglichen undifferenzirten Zelle, welche als Anlage des Muskelbündels dient, darstellen. Die Bildung des Muskelbündels ist das Resultat der Differenzirung der Urmuskelzelle, die sich dadurch äußert, dass das Protoplasma der letzteren in zwei Theile: das Sarkoplasma und das Myoplasma zerfällt. Die Atrophie des Muskelbündels besteht in der Auflösung des Myoplasma im Inneren des Sarkoplasma, wodurch aus diesen beiden Plasmen ein gemeinschaftliches Protoplasma der Zelle entsteht, und das Muskelbündel in seinen primitiven Zustand resp. in die Urmuskelzelle zurückkehrt. METSCHNIKOFF lässt auch die Möglichkeit zu, dass die durch die Atrophie des Muskelbündels entstandenen amöboiden Zellen sich im Inneren des verwandelten Frosches wieder in Muskelzellen umbilden können. Er sagt darüber: »Au fur et à mesure que la queue diminue de volume les cellules amiboides qui la remplissent passent dans la cavité generale du corps y apparaissent sous forme de leucocytes de la lymphe . . . Comme parmi ces leucocytes il y á surement des phagocytes musculaires, on conçoit facilement la possibilité de transformation d'un certain nombre de cellules amiboides en cellules musculaires« (l. c. pag. 8 und 9). Eine konsequente Folge dieser Ansicht soll die Annahme sein, dass diese sekundäre Verwandlung der Zellen resp. der

Muskelphagocyten in der Differenzirung des Protoplasma in Sarko- resp. Myoplasma bestehen soll. Wir müssen also annehmen, dass die Urmuskelzellen, durch die Beschaffenheit begabt, sich im Laufe ihres Lebens mehrmals (wenigstens zweimal) zu differenziren, d. h. in das Sarko- und Myoplasma sich zu spalten und wieder in ihren ursprünglichen, indifferenten, amöbenartigen Zustand zu verwandeln. Diese letzte Verwandlung soll wahrscheinlich mit der Vermehrung der Zellenkerne, mit dem Wachsthum ihres Zellplasma und mit der Theilung ihrer Kerne verbunden werden.

Es fragt sich nun: sind die von METSCHNIKOFF beschriebenen Vorgänge der Atrophie der Muskelzellen eine Phagocytose? Mir scheint es nicht zu sein, und zwar aus folgenden Gründen. Die beiden Bestandtheile des Muskelbündels: das Sarkoplasma und das Myoplasma, sind eigentlich nichts Anderes als die Produkte der Differenzirung eines und desselben ursprünglichen Plasma, welches das Protoplasma der Urmuskelzelle darstellt. Aus der Entwicklungsgeschichte der Muskelfibrillen muss man schließen, dass in diesem ursprünglichen Protoplasma von Anfang an die Bestandtheile angegeben sind, welche später in Form von Muskelfibrillen ausgeschieden werden. Die Atrophie der Muskelzellen im Schwanze der Batrachier, wie dieselbe von METSCHNIKOFF beschrieben wurde, weist darauf hin, dass die Bestandtheile der Muskelfibrillen wieder in das Sarkoplasma aufgelöst werden können, und wir bekommen dann wieder anstatt des Sarkoplasma und des Myoplasma ein gemeinschaftliches undifferenzirtes Plasma der Urmuskelzelle, welche von dem Sarkoplasma sich dadurch unterscheidet, dass es beiderlei Elemente: die sarkoplastischen und die myoplastischen enthält. Dieselben können wieder differenzirt werden, wie es METSCHNIKOFF angiebt, und als Resultat dieser Differenzirung tritt wieder eine Spaltung des Protoplasma in das Sarko- und Myoplasma hervor. Dieser Vorgang kann also als eine Aufeinanderfolge der Differenzirung resp. Integrirungsvorgänge betrachtet werden. Von der Verdauung hat man kein Zeichen in dieser Erscheinung und dies stimmt mit den chemischen Erscheinungen der Atrophie der Muskelzellen vollkommen überein. Die angebliche Verdauung des Myoplasma durch das Sarkoplasma soll nach METSCHNIKOFF unter der neutralen Reaktion geschehen; dies weist ebenfalls darauf hin, dass es hier vielmehr um eine Auflösung der Muskelfibrillen im Protoplasma resp. Sarkoplasma als um die Verdauung sich handelt.

Ist meine Ansicht richtig, so soll die vermeintliche Phagocytose

der Muskelzellen, wie sie von METSCHNIKOFF beschrieben wurde, zu den Erscheinungen der Dissociation eingereiht werden. Das Wesentlichste bei der sog. Atrophie der Muskelfasern besteht darin, dass die aus Sarko- und Myoplasma bestehende Muskelzelle sich durch Theilung vermehrt; die Theilungsprodukte trennen sich von einander ab und verwandeln sich in amöboide Zellen, die noch die Überreste der in Auflösung begriffenen Muskelfasern enthalten, und wandern in die Leibeshöhle hinein. Dieselben Erscheinungen trifft man bei der Dissociation verschiedener Organe der Distaplia- resp. Botryllus-larven an, nur mit dem Unterschiede, dass die Zellen vor dem Beginn der Dissociation sich nicht vermehren. Dieser letztere Umstand bietet aber kein wesentliches Hindernis für die Auffassung der Vorgänge der sog. Phagocytose als Dissociationserscheinungen dar.

Die eigentliche Phagocytose der Muskelzellen geschieht nach den übereinstimmenden Angaben von KOWALEVSKY und mir immer mit der Theilnahme der Mesenchymzellen und stellt in dieser Beziehung eine vollkommene Analogie mit der Phagocytose der Muskelzellen im Schwanze der Froschlarven, wie dieselbe von einigen Forschern (BATAILLON) beschrieben wurde.

Außer den eben betrachteten phagocytären Vorgängen, die in den Muskelzellen sich abspielen, treten bei der Degeneration der Distaplia- resp. Botrylluslarve andere auf, die ebenfalls eine Besprechung verdienen. Es ist namentlich die Bildung der Zellenkonglomerate, die ich Zellenpackete genannt habe. Wir haben gesehen, dass dieselben immer um die dotterreichen Zellen des prägastralen Entoderms sich bilden, welche derart die Centra darstellen, um welche die Mesenchymzellen sich gruppiren. Die Verhältnisse dieser beiderlei Zellen zu einander beruhen nicht auf einer Phagocytose; die Mesenchymzellen ernähren sich nicht auf Kosten der Entodermzelle, welche bis zu den letzten Entwicklungsstadien intakt bleibt, sondern fressen mit dieser letzten zusammen den Dotter, welcher in denselben deponirt ist. Sie erscheinen als eine Art Parasiten oder vielmehr Mitfresser in Bezug auf die Entodermzelle, da sie aus einer und derselben Quelle sich ernähren. Man kann diese Zellenpackete nicht als Sincitien betrachten, da alle Zellen derselben niemals zusammenfließen, sondern immer abgetrennt bleiben. Die Mesodermzellen treten hier in der Rolle der Vitellophagen hervor und leisten dadurch große Dienste für den ganzen Organismus, indem sie die schnellste Resorption des Dotters und die regelmäßige Vertheilung desselben hervorbringen. Ihr Unter-

schied von den echten Phagocyten besteht darin, dass sie nur die im Protoplasma deponirten Bestandtheile, nicht aber das Protoplasma selbst auffressen. Die Art und Weise, in welcher sie ihre Funktion ausfüllen, ist so eigenthümlich, dass ich sie als Synphagocyten im Gegensatz zu den anderen Phagocyten bezeichnen will.

Ich habe oben betont, dass die von den Phagocyten angegriffenen Muskelzellen schon solche Veränderungen erlitten haben, welche auf ihr Absterben hinweisen. Die Muskelphagocyten verzehren wahrscheinlich schon die todten Muskelzellen, und um diesen wichtigen Umstand besonders hervorzuheben, will ich diese Phagocyten als Nekrophagocyten bezeichnen.

Zum Schluss will ich die Hauptergebnisse meiner Befunde an den in Degeneration begriffenen Distaplia- resp. Botrylluslarven kurz folgendermaßen zusammenfassen:

1) Die Degenerationserscheinungen beider Ascidienarten bestehen in der Dissociation und in dem Freiwerden der Zellen derselben.

2) Ein Theil der befreiten Zellen, und zwar der größte, geht in die Leibeshöhle der Knospe resp. in die Nährstolonen über, um sich in die Mesenchymzellen zu verwandeln: der zweite Theil (die Muskelzellen der Leibeswand bei Distaplia und auch die des Schwanzes beim Botryllus) dient als Nahrung für die wandernden Zellen, welche letztere als Phagocyten funktioniren; der dritte (geringste) Theil der Larvenzellen zerfällt in eine breiige Masse, die wahrscheinlich ebenfalls aufgefressen wird.

3) Die Muskelzellen, bevor sie als Beute der Phagocyten dienen, werden theilweise zerstört. Diese Zerstörungsvorgänge beziehen sich hauptsächlich auf die Kerne derselben.

4) Die phagocytäre Thätigkeit der frei gewordenen Zellen äußert sich in verschiedener Weise: einige Zellen fressen die abgestorbenen Muskelzellen (wahrscheinlich auch Chordazellen) und können als Nekrophagocyten bezeichnet werden, die anderen, die zur Resorption des Dotters beitragen und mit den Entodermzellen die Zellenpackete bilden, sind als Mitfresser oder Synphagocyten zu nennen.

4. Die Ausbildung der Knospe während der postembryonalen Entwicklung der Distaplia.

Aus den im zweiten Kapitel dieses Aufsatzes beschriebenen Entwicklungsvorgängen haben wir gesehen, dass die meisten Organe der Knospe schon während der embryonalen Entwicklung der Larve

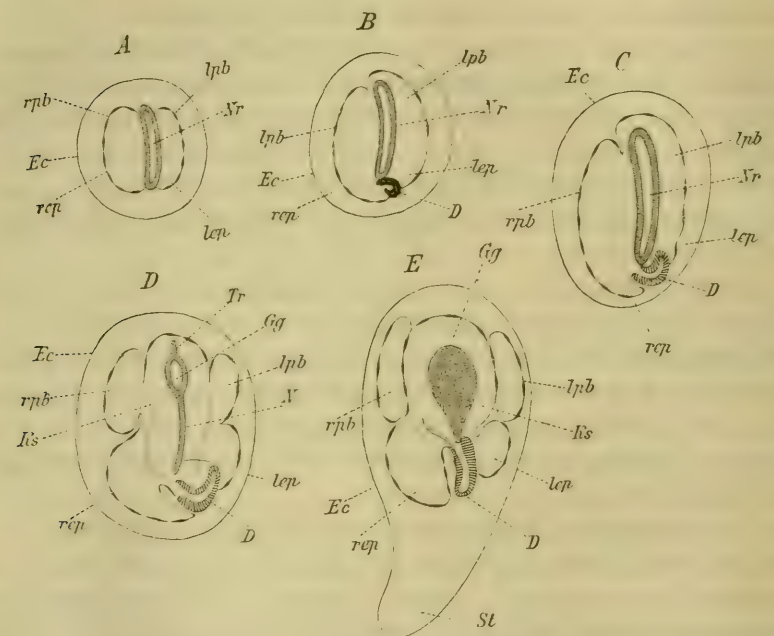
angelegt sind. Die Knospe ist bereits mit den Anlagen des Nervensystems, der peribranchialen resp. der epikardialen Säcke, des Kiemensackes und selbst des Darmkanals versehen, so dass die weitere Entwicklung der Knospe in der definitiven Ausbildung aller hier erwähnten Organe bestehen soll. Die Anlage des Perikardiums tritt ebenfalls erst während der postembryonalen Entwicklung zum Vorschein. Es sei noch hinzugefügt, dass während der embryonalen Entwicklung die Knospen noch immer klein und blasenförmig sind und dass die Ausbildung der äußeren Leibesform derselben ebenfalls erst während der postembryonalen Periode geschieht.

Die nächsten Veränderungen der Knospe während der postembryonalen Entwicklung bestehen in der Verlängerung derselben und in dem Wachsthum des Entodermsackes nebst den ihm angehörenden Anlagen verschiedener Organe. Der Entodermsack füllt (Fig. 33 bis 33 *G*) den größten Theil der primitiven Leibeshöhle aus, so dass die letztere im Vergleich mit den früher beschriebenen Stadien stark reducirt erscheint.

Das Nervensystem ist in diesem Stadium sehr wenig verändert. Es stellt ein langes, auf beiden Enden etwas erweitertes Rohr dar. Auf den Schnitten konnte ich die Beziehungen des Nervenrohres zum Entoderm in diesem Stadium nicht ganz sicher feststellen. Es scheint mir, dass weder das vordere noch das hintere Ende desselben in offener Verbindung mit dem Entoderm steht, obwohl die beiden mit dem Entoderm innig verwachsen sind.

Die Entodermblase hat sich bedeutend weiter differenzirt. Sie nimmt eine länglich-ovale Gestalt an (Fig. 33—33 *G*); ihre schon oben erwähnten Ausbuchtungen, die als Anlagen für die peribranchialen und epikardialen Höhlen dienen, treten nun viel schärfer hervor und haben ihre charakteristische Gestalt angenommen. Die peribranchiale und die epikardiale Aussackung einer und derselben Seite der Knospe sind namentlich von ungleicher Größe: die epikardiale Aussackung der rechten Seite ist namentlich viel größer als die peribranchiale, und dieselben Größenunterschiede, aber im umgekehrten Verhältnis, treffen wir auch auf der linken Seite der Knospe. Der mittlere Theil des Entodermsackes ist ungetheilt (Fig. 33 *D*, *En*) und die Anlagen der erwähnten Höhlen (peribranchiale und epikardiale) bleiben durch diesen mittleren Theil mit einander verbunden. Zur leichteren Übersicht der ziemlich komplicirten Entwicklungsvorgänge des Entodermsackes füge ich hier eine Reihe der Holzschnitte bei (Holzschnitt 1 *A*, *B*, *C*, *D*, *E*), welche die verschiedenen Entwicklungs-

stadien der Knospe ein wenig schematisirt darstellen. Fig. *C* kann zur Erläuterung der eben besprochenen Bauverhältnisse dienen. Der linke Epikardialsack (Fig. 33 *lepcr*) ist sehr stark ausgewachsen und an seinem freien Ende blasenförmig aufgetrieben. Er wächst nach der rechten Seite des Entodermsackes und bedeckt die Anlage des Darmkanals, welche aus dem hinteren Ende des Entodermsackes entsteht. Der rechte Epikardialsack ist kleiner als der linke und der Unterschied in der Größe beider Säcke kann am besten an den



A, *B*, *C*, *D*, *E* eine Reihe der Knospen der Distaplia magnilarva in verschiedenen Entwicklungsstadien. *Nr* Nervenrohr; *rpb*, *lpb* rechte und linke Peribranchialhöhle; *rep*, *lep* rechte und linke Epikardialhöhle; *D* Darmkanal; *Gg* Gehirnganglion; *Tr* Trichter.

Querschnitten konstatirt werden (vgl. Fig. 33 *E*—*G*). Der Darmkanal ist stark ausgewachsen und stellt ein blindgeschlossenes von rechts nach links gebogenes Rohr dar, an dem man den erweiterten Theil als die Anlage des Magens leicht erkennt (Fig. 33 *F* und *G*, *D*). Er beginnt mit einer weiten trichterförmigen Öffnung (Fig. 33 *E*, *Oes*), welche, obwohl sie aus dem mittleren Theile des Entodermsackes entsteht, doch näher dem rechten Epikardialsacke als dem linken liegt. Diese Verhältnisse treten noch schärfer in dem nächstfolgenden (Fig. 33 *F*) durch den basalen Theil des Entodermsackes

geführten Schnitte hervor, wo die beiden epikardialen Säcke bereits von einander geschieden sind. Auf dem weiter folgenden Schnitte (Fig. 33 *G*) erscheinen die beiden Epikardialsäcke vollkommen von einander abgetrennt; zwischen denselben liegt der Darmkanal, welcher auch den Raum zwischen den beiden erwähnten Säcken von der Rückseite schließt. Dieser unter dem Entodermsack liegende Raum ist von den Mesenchymzellen erfüllt. Untersucht man die Anordnung dieser Zellen genau, so erkennt man sofort, dass einige von denselben einen länglichen wulstförmigen Haufen bilden, welcher genau zwischen den basalen Theilen beider Epikardialsäcke sich findet (Fig. 33 *G*, *Prc*). In Querschnitten erscheint dieser Haufen in Form von zwei Zellenreihen, die dicht an einander liegen und einen soliden Körper darstellen. Aus dem Vergleiche der eben in Rede stehenden Querschnitte mit denen, welche aus den entsprechenden Theilen einer etwas älteren Knospe stammen, ist ersichtlich, dass der Zellenhaufen die Anlage des Perikardiums darstellt. Sie nimmt schon von Anfang an die Stellung in der Knospe, welche derjenigen des definitiven Perikardiums vollkommen entspricht; sie liegt namentlich zwischen den beiden Epikardialsäcken, entsteht aber vollkommen unabhängig von diesen letzteren. Die Anlage des Perikardiums steht in diesem jüngsten Stadium in keiner Beziehung zum Entoderm, worüber man sich leicht auf dem Querschnitte (Fig. 33 *G*) überzeugen kann, in welchem noch die Brücke zwischen den beiden Epikardialsäcken zu beobachten ist (Fig. 33 *G**), welche die Perikardiumanlage bedeckt. Dieselbe ist offenbar die untere Wand des Entodermsackes und steht mit der Perikardiumanlage, wie es aus der Abbildung ersichtlich ist, in keinem Zusammenhange.

In einem unmittelbar folgenden Stadium (Fig. 34) treten im Perikardium wesentliche Veränderungen auf. Sie bestehen namentlich darin, dass im Inneren des zunächst soliden Haufens eine spaltförmige Höhle entsteht, wodurch das letztere sich in eine Blase verwandelt (Fig. 34 *Pcr*). Sie behält dabei noch ihre ursprüngliche längliche Form.

Wir kommen nun zum Stadium, in welchem die Differenzirung der beiden peribranchialen und die beiden epikardialen Höhlen eintritt. Bis jetzt war nur die linke perikardiale Höhle angelegt und von der Entodermblase durch eine seichte Einfaltung in ihrem vorderen Theile abgetrennt. Jetzt bildet sich (Fig. 35) eine solche Einfaltung auch im rechten Theile der Entodermblase und trennt ebenfalls eine der linken Peribranchialhöhle symmetrisch gestellte

blasenförmige Ausstülpung ab, welche sich in die rechte Peribranchialhöhle verwandelt (Fig. 35 *rpbr*). Die Furche ist viel seichter als jene, welche auf der linken Seite der Entodermblase existirt, doch ist sie nach hinten ziemlich verlängert, so dass man den ganzen Kontour der später sich abtrennenden rechten Peribranchialhöhle jetzt leicht erkennt. Die rechte Epikardialhöhle ist ebenfalls scharf abgegrenzt und hat an Größe zugenommen. Sie wächst dem Darmkanal entlang und mit ihrem visceralen Blatte den letzteren bedeckend. Alle genannten Höhlen sind aber in dem beschriebenen Stadium noch lange nicht von dem centralen Theile der Entodermblase — von dem künftigen Kiemensack — abgetrennt. Sie halten sich in den mittleren Theilen mit dem letzteren zusammen.

Das Nervensystem hat in diesem Stadium in so fern einen bedeutenden Fortschritt gemacht, als in seinem vorderen Theil eine blasenförmige Auftreibung erschienen ist, welche die Anlage des Gehirnganglions darstellt (Fig. 35 *Nbl*). Der vorderste Theil des Nervenrohres behält seine ursprüngliche cylindrische Gestalt und liegt der Entodermblase dicht an. In Folge dieser Differenzirung des Nervenrohres unterscheidet man in demselben drei Theile, welche die Anlagen der verschiedenen Theile des centralen Nervensystems der Ascidiozoide darstellen. Der vorderste der Entodermblase anliegende und mit derselben verwachsene Theil bietet namentlich die Anlage des Trichters dar (Fig. 35 *Tr*), der darauf folgende blasenförmig aufgetriebene Theil ist die Anlage des Gehirnganglions; ihr folgt dann das cylindrisch gebliebene primitive Nervenrohr, welches wahrscheinlich als ein visceraler Nerv bei dem ausgebildeten Ascidiozoide funktionirt (Fig. 35 *N*). Das letztere reicht bis zum hinteren Ende des Kiemensackes und liegt, wie es scheint, mit seinem hinteren Ende dem Ektoderm dicht an.

Es ist nicht meine Absicht, die Entwicklung der inneren Organe bis in ihren definitiven Zustand zu verfolgen. Desswegen will ich hier bloß die Beschreibung noch eines Stadiums geben, bei welchem sich eine vollständige Abtrennung der beiden peribranchialen Höhlen vollzieht. Die in Betracht stehende Knospe hat eine birnförmige Gestalt, indem ihr hinteres Ende sich in Form eines gekrümmten cylindrischen Fortsatzes auszieht. Der letztere stellt die Anlage des Stieles dar, mit welchem die Knospe an dem Überrest des Larvenleibes sich befestigt und mit demselben in eine offene Verbindung tritt. Auf der Fig. 36—36 *B* ist diese Knospe in drei verschiedenen Lagen in toto abgebildet. Bei den totalen Ansichten erkennt man,

dass die beiden Peribranchialsäcke vollkommen von dem Kiemendarmsacke abgetrennt sind (Fig. 36 *B*). Auf der Bauchseite des Kiemensackes ist das Entostyl gebildet, welches in Form einer breiten, von den seitlichen Rinnen begrenzten Ausstülpung der Bauchwand desselben entsteht. Die Darmhöhle erscheint in Form eines U-förmig gekrümmten Rohres, welches seine Stellung, im Vergleich mit den früheren Zuständen, in so fern geändert hat, als es nicht in transversaler, sondern in sagittaler Richtung liegt. Das anale, blindgeschlossene Ende des Darmkanals richtet sich nach der Rückenseite der Larve hin. In Folge dieser Stellung des Darmkanals kann man annehmen, dass dieses Organ während seiner Entwicklung eine Krümmung von 90° erleidet. Zu beiden Seiten des Kiemendarmapparates sieht man die epikardialen Höhlen (Fig. 36 *rep*) und zwar hauptsächlich die rechte von diesen Höhlen, welche nach hinten zu in Form eines großen Blindsackes sich erweitert. Die beiden Epikardialhöhlen sind auch jetzt unsymmetrisch gestaltet, indem die linke viel kleiner als die rechte erscheint. Das Nervensystem hat in seiner Entwicklung bedeutende Fortschritte gemacht. Dies bezieht sich hauptsächlich auf die Anlage des Ganglions, welche in Form einer großen beinahe scheibenrunden Blase auf der Rückenseite der Knospe erscheint.

Von allen hier beschriebenen Organen, deren Form schon von außen ziemlich deutlich zu beobachten ist, bieten das Nervensystem, die peribranchialen und die epikardialen Höhlen und das Perikardium das meiste Interesse dar und wir werden diese Organe besonders beachten. Eine Reihe der Querschnitte (Fig. 36 *C*—*G*), die ich aus der beschriebenen Knospe angefertigt habe, belehren uns, dass die Anlage des Ganglions eine Blase darstellt, welche beinahe auf ihrer ganzen Länge nur von einer Schicht epithelialer Zellen begrenzt ist. Nur am vorderen Ende der Gehirnanlage sind die Wände derselben verdickt, und wenn man diesen Zustand des Gehirns mit den späteren Stadien desselben vergleicht, so kann man sich überzeugen, dass diese Verdickung eben die Anlage des Nervengewebes des Ganglions darstellt. Das vordere Ende des Ganglions ist etwas zugespitzt, blind geschlossen und liegt der Kiemenhöhlenwand so dicht an, dass zwischen beiden Organen keine Grenze sich konstatiren lässt (Fig. 36 *C**). Die Verwachsungsstelle beider Organe stellt eben die Anlage der künftigen Trichteröffnung dar, wie es aus der Analogie mit der embryonalen Entwicklungsgeschichte des

Organs[1] sowie aus dem Vergleich des in Rede stehenden Stadiums mit den weiteren Stadien leicht bewiesen werden kann. Nach hinten zu setzt sich die Ganglionanlage in ein langes Rohr fort, welches an Querschnitten ziemlich weit verfolgt werden kann und die Anlage des visceralen Nerves repräsentirt.

In Folge der in der letzten Zeit von Pizon[2] und Hjort übereinstimmenden Angaben über die gemeinschaftliche Abtrennung der beiden Peribranchialhöhlen in der Knospe von Botryllus habe ich auf diesen Punkt bei meinen Untersuchungen der Distapliaknospen meine besondere Aufmerksamkeit gelenkt. Meine Befunde an den Distapliaknospen können die eben erörterten Angaben nicht bestätigen. Bei der Distaplia geht dieser Process in einer vom Botryllus abweichenden Weise vor sich und die beiden Höhlen trennen sich von der Kiemendarmhöhle separat ab. In Folge dessen bildet sich auch die Kloakalhöhle bei unseren Thieren in einer Weise, welche von derjenigen des Botryllus sich unterscheidet. Das eben in Rede stehende Stadium ist für die Entscheidung der Frage über die Bildung der Kloakalhöhle besonders wichtig, da dieselbe hier etwa begonnen hat. Untersucht man eine Querschnittserie aus der vorderen Körperabtheilung der Knospe, so trifft man die beiden peribranchialen Höhlen zunächst in Form von zwei ziemlich weit von einander abstehenden Säcken an (Fig. 36 *D*, *rprbr*, *lprbr*), zwischen denen die Gehirnblase liegt (Fig. 36 *D*, *G*). Weiter nach hinten, in dem Schnitte, welcher genau hinter der Gehirnblase geführt ist (Fig. 36 *E*), sind die beiden Peribranchialblasen viel größer und treffen in dem axialen Theile der Rückenseite zusammen, so dass sie durch ihre Wände mit einander verwachsen zu sein scheinen. Das Nervenrohr liegt hier unter diesen Blasen. Etwas weiter noch in derselben Richtung treten die beiden Blasen wiederum aus einander und lassen zwischen sich einen Raum frei, in welchem die hintere Fortsetzung des Nervenrohres liegt; dieselben Verhältnisse behalten die beiden peribranchialen Blasen bis auf ihre hinteren Enden. Aus dem Vergleich der eben beschriebenen Präparate erweist sich, dass jede der peribranchialen Blasen die Form eines Dreiecks hat und dass die beiden Dreiecke durch ihre Spitzen genau hinter der Gehirnblase zusammentreffen und mit

---

[1] Vgl. Hjort, Über den Entwicklungscyklus der zusammengesetzten Ascidien. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. X, und meine Morphologischen Studien an Tunicaten. I. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX. pag. 48.

[2] Pizon, Blastogenese des Botryllides. Ann. des sc. nat. 1893.

einander verwachsen. Da diese Stelle genau der Kloakalhöhle entspricht, so ist schon aus der Betrachtung der in Rede stehenden Schnitte evident, dass die Kloakalhöhle aus dem Zusammenfließen beider abgetrennten peribranchialen Höhlen entsteht. Dieser Schluss kann durch die Beobachtung späterer Entwicklungsstadien vollkommen bestätigt werden. Dieselbe Entwicklungsart der kloakalen Höhle konnte ich auch an den Knospen, welche aus der Kolonie genommen wurden, konstatiren.

In Bezug auf den Bau der beiden epikardialen Säcke belehrt man sich aus den Querschnitten nicht mehr, als man an den aufgehellten Knospen beobachtet. Die beiden Säcke sind asymmetrisch entwickelt und von dünnen endothelartigen Wänden begrenzt. Zwischen ihnen liegt das Perikardium, welches nun einen ziemlich geräumigen Sack darstellt, in dem das Herz noch nicht angelegt ist. Alle eben erwähnten Organe befinden sich in der primitiven Leibeshöhle, welche eine ungeheuere Menge von freibeweglichen Mesenchymzellen enthält.

Der Stiel der Knospe stellt eine einfache Verlängerung der Leibeswand dar; er umgiebt die Leibeshöhle im Inneren, in der die Mesenchymzellen in mehr oder minder großer Menge wandern, enthält aber keine Fortsetzung der inneren Organe, die man bekanntlich in den Stolonen einiger Ascidien antrifft. Seinem Bau nach kann er bloß als ein Befestigungsorgan betrachtet werden. In Folge seiner Verbindung mit den Larvenüberresten, die sehr viele Mesenchymzellen enthalten, hat er doch eine große Bedeutung für das Leben der Knospe, indem er einen Weg herstellt, durch welchen die frei beweglichen Zellen aus dem Larvenleibe in die Knospe überführt werden können.

Schließlich will ich hier einige von den späteren Stadien der Knospen berücksichtigen, in denen die Knospe ihre definitive Ausbildung erreicht.

Die nächsten Organe, die sich nach dem eben betrachteten Stadium zu bilden beginnen, sind die Kiemen. Ich habe nicht das auf einander folgende Auftreten der Kiemenöffnungen genau verfolgt, kann darüber nur bemerken, dass die letzteren in einer gewöhnlichen, für alle Ascidien typischen Weise entstehen. Die Anlagen der Kiemenöffnungen treten zunächst an den Verwachsungsstellen der Kiemenwand mit der parietalen Wand des betreffenden peribranchialen Sackes auf; es folgt daselbst eine Perforation der Kiemenwand, welche die Tremata der Kiemen darstellt. Bevor noch

die Kiemenöffnungen zur Ausbildung kommen, tritt an einigen Stellen der peribranchialen Säcke die Verwachsung ihrer parietalen und visceralen Blätter auf, welche in Form von Querlinien (Fig. 21 *San*) die peribranchiale Höhle in vier mit einander kommunicirende Aussackungen trennt. Dieselben können an den total aufgehellten Knospen sehr gut beobachtet werden. Gleichzeitig damit folgt auch die Ausbildung des Darmkanals; derselbe lässt schon in den ziemlich jungen Stadien den Ösophagus, Magen und Darm erkennen (Fig. 22, 23 *A* und 24). Die Entwicklung des Nervenganglions geht in derselben Weise vor sich, wie ich es bei Pyrosoma beschrieben habe. In Folge der allmählichen Verdickung der Wand der Ganglienblase verwandelt sich dieselbe in einen kompakten Körper (Fig. 25 *G*), welcher vorn mit dem Trichter in Verbindung steht.

Die junge Kolonie besitzt in den ersten Stadien eine kuchenförmige Gestalt (Fig. 21, 22). In Folge des Wachsthums der primordialen Knospe wächst die eine Hälfte der Kolonie stärker als die andere auf und in Folge dessen nimmt die Kolonie eine cylindrische Gestalt an, die sie während aller darauffolgenden Stadien beibehält (Fig. 23 *A* und 24). Dieselben Formänderungen wurden schon von Della Valle ganz richtig beschrieben. An den basalen Theilen solcher Kolonien kann man immer die früher beschriebenen Fixationsorgane (*Fsr*) unterscheiden, die in drei zapfenförmige Fortsätze sich ausziehen. Dem entsprechend bilden sich von dem larvalen Stolo drei röhrenförmige Blasen heraus, welche die Anlagen der Saftkanäle (Nährstolonen) der Kolonie (Fig. 23 und 24 *St*) darstellen. Das erste Individuum steht immer mit diesem Ernährungsapparat durch seinen Stiel in Verbindung (Fig. 24 *Kns*).

5. Allgemeine Betrachtungen.

1) Bemerkungen über die Organogenese bei der Knospung der Ascidien.

Seit den Untersuchungen von Kowalevsky über die Knospung der Perophora[1] und einiger Synascidien[2] wurde ein gemeinschaft-

---

[1] A. Kowalevsky, Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri. Trad. par Giard.

[2] A. Kowalevsky, Über die Knospung der Ascidien. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X.

licher Typus der Entwicklung der Organe eingestellt. Die Knospe der Ascidien entsteht in Form einer Doppelblase, deren äußere Hülle vom Ektoderm, die innere Blase vom Entoderm des Mutterindividuums abstammt. Die Entodermblase soll dann durch zwei longitudinale Furchen in drei Blasen sich scheiden, von denen die mittlere die Anlage des Kiemensackes, die beiden lateralen die der Peribranchialsäcke resp. der Kloakalhöhle darstellen. Die untere Wand der Entodermblase bildet eine Ausstülpung, welche als Anlage für den Darmkanal dient. Eine bedeutende Abweichung von diesem typischen Verhalten der Organanlagen soll nach SEELIGER[1] die Entwicklung der Knospe der Clavellina darstellen, indem bei dieser Ascidie die Entodermblase sich nicht in drei Blasen, sondern nur in zwei spaltet, von denen eine, die hintere, die Anlage des Kiemensackes und des Darmkanals repräsentirt, die vordere sich später in die beiden peribranchialen Höhlen umbilden soll. Diese Angaben von SEELIGER wurden von VAN BENEDEN et JULIN[2] als unrichtig anerkannt, indem die belgischen Forscher behauptet haben, dass bei der Clavellina die Entodermblase (vesicule interne primitive) sich nicht in zwei Blasen, sondern in drei theilt, genau in derselben Weise, wie es bei Perophora der Fall ist, und dass von diesen drei Blasen die mediane dann zum Kiemensack resp. zum Darmkanal wird, aus den beiden lateralen die peribranchialen Höhlen sich bilden, die sehr spät mit einander in Verbindung treten. Die im zweiten und vierten Kapitel näher aus einander gesetzten Untersuchungen über die Entwicklung der Knospe bei Distaplia liefern den Beweis, dass die Theilung des Entodermsackes in der Knospe dieser Synascidie eine gewisse Ähnlichkeit mit den von SEELIGER bei Clavellina beschriebenen Vorgängen hat. Bei Distaplia theilt sich der Entodermsack ebenfalls in zwei, und nicht in drei Säcke, deren weiteres Schicksal aber von den von SEELIGER beschriebenen Säcken verschieden st. Während nach SEELIGER einer von beiden Säcken den Kiemensack, der andere die beiden peribranchialen Höhlen erzeugt, bieten bei Distaplia einer der beiden Säcke die Anlage der linken peribranchialen (und der linken epikardialen) Säcke, der andere die Anlage des Kiemensackes und der rechten peribranchialen resp. epi-

---

[1] O. SEELIGER, Eibildung und Knospung von Clavellina lepodif. Sitzber. der Akademie Wien. Bd. LXXXV.

[2] E. VAN BENEDEN et CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Archives de Biologie. 1886.

kardialen Höhle dar. Die Behauptung von SEELIGER, dass einer von beiden Säcken sich in die beiden peribranchialen Höhlen verwandelt, beruht nicht auf der Untersuchung einer ununterbrochenen Reihe der Stadien; man findet vielmehr in der Beschreibung von SEELIGER und in seinen Tafeln bedeutende Lücken, die jedenfalls die Beweiskräftigkeit seiner Schlüsse bedeutend herabsetzen. So ist z. B. zwischen seiner Fig. 6 und Fig. 10 eine große Lücke vorhanden, welche gerade diejenigen Stadien betrifft, während welchen die Ausbildung der Peribranchialräume sich abspielen muss. Die Abtrennung einer gemeinschaftlichen Anlage für die beiden Peribranchialblasen und der Kloake stellt sonst nichts Abnormes dar, indem nach den übereinstimmenden Angaben von PIZON[1] und HJORT[2] eine solche Bildungsart dieser Organe beim Botryllus stattfindet. Dort werden aber die beiden Peribranchialblasen jede für sich besonders angelegt und durch zwei Einfaltungen vom mittleren Theil der Entodermblase resp. von der Anlage des Kiemendarmes abgegrenzt. Es ist also zwischen dieser Bildungsart der Peribranchialblasen und der, welche von SEELIGER beschrieben wurde, ein bedeutender Unterschied vorhanden, und da die Richtigkeit der SEELIGER'schen Beobachtungen auch von anderer Seite (s. VAN BENEDEN et JULIN, Morphologie des tuniciers) bezweifelt wurde, so können wir die Angaben von SEELIGER nur mit großer Vorsicht für die allgemeinen Spekulationen benutzen.

Die Entwicklung der peribranchialen Höhlen in den Knospen von Distaplia stellt jedenfalls bedeutende Abweichungen von der des Botryllus dar. Die beiden Peribranchialhöhlen sind bei ihm nicht gleichzeitig, sondern nach einander angelegt. Dadurch entsteht selbstverständlich eine Asymmetrie der Knospe, die besonders scharf bei den jüngsten Entwicklungsstadien ausgeprägt ist; in den späteren Stadien wird die Knospe wieder symmetrisch gestaltet. Ich beschränke mich nur auf die Notirung dieser eigenthümlichen Erscheinung, ohne auf die Erklärung derselben näher einzugehen, denn unsere Kenntnis über die Knospung der Ascidien ist bis jetzt zu ungenügend, um irgend einige Schlüsse daraus ziehen zu lassen.

Die Abtrennung der beiden Peribranchialhöhlen und die Bildung der Kloakalhöhle beim Botryllus soll nach den neuesten Unter-

---

[1] PIZON, Histoire de la blastogenese des Botryllides. Ann. de sc. natur. XIV. 1893.

[2] HJORT, Über den Entwicklungscyklus der zusammengesetzten Ascidien. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. X.

suchungen von Pizon[1] und von Hjort[2] etwas anders vor sich gehen, als es bisher angenommen wurde. Die beiden Forscher sind namentlich zu dem Schluss gekommen, dass die beiden Peribranchialhöhlen mit der Kloakalhöhle zusammen aus einer und derselben Anlage entstehen, welche »in Form einer sattelförmigen Doppelblase« (Hjort, pag. 594) von der mittleren Blase, dem späteren Kiemendarme sich abtrennt. Hjort sagt darüber: »Man kann wohl den geschilderten Process als eine sehr große Abkürzung der Entwicklung betrachten, wie solche bekanntlich überhaupt bei Knospungen sehr oft stattfindet.« Ich stimme diesem Schluss vollkommen bei, muss aber hinzufügen, dass die Entwicklung der Peribranchialhöhlen des Botryllus eine Abkürzung nicht nur bezüglich der embryonalen Entwicklung, sondern auch bezüglich der Entwicklung dieser Organe in den Knospen anderer Ascidien darstellt. Bei der Knospung der Distaplia bilden sich die beiden Peribranchialhöhlen in Form von zwei seitlichen Blasen, die erst später auf der Rückenseite der Knospe zusammentreffen und in einander fließen. Durch das Zusammenfließen beider Höhlen entsteht dann die Kloakalhöhle, und zwar genau in derselben Weise, wie es früher für Botryllus angegeben wurde.

Die Entwicklung des Kiemendarmes und der Peribranchialhöhlen steht in Verbindung mit der Entwicklung anderer Derivate der primitiven Entodermblase, welche, wie es scheint, zu den konstanten Organen des Ascidienleibes gehören. Es sind namentlich die von E. van Beneden et Julin beschriebenen Epikardialhöhlen, mit denen nach den Angaben der belgischen Autoren die Entwicklung des Perikardiums resp. des Herzens in Zusammenhang stehen soll.

E. van Beneden et Julin geben eine detaillirte Beschreibung der Entwicklung der Epikardialhöhlen bei der Larve und bei den Knospen der Clavellina (l. c. pag. 289—318). Das Epikardium tritt in Form einer Ausstülpung der hinteren Wand der Kiemendarmhöhle auf und steht durch eine weite Öffnung mit dieser letzteren in Verbindung. Weiter nach hinten gabelt sich dieser einsame Sack in zwei blind geschlossene Säcke, die dem Perikardium anliegen, und während sie bei den Knospen immer abgetrennt bleiben, fließen sie beim Embryo in einem gemeinschaftlichen Sack zusammen und bilden denjenigen Theil des Epikardiums, welchen van Beneden et Julin als »cul de sac epicardique« bezeichnen und welcher dem

[1] l. c. [2] l. c.

Perikardium anliegt. Die beiden Epikardialsäcke stehen mit dem Perikardium in einer genetischen Verbindung, doch werden wir die Frage über die Entwicklung dieses Organs weiter näher erörtern.

Seit den Untersuchungen von VAN BENEDEN wurde das Epikardium nur bei einer Ascidienart, namentlich beim Botryllus wieder gefunden. Diesem Befunde verdanken wir die genauen Untersuchungen von PIZON[1], welcher zugleich gezeigt hat, dass dieses Organ ziemlich frühzeitig in den Knospen von Botryllus auftritt. HJORT[2] stellt die Existenz des Epikardiums bei den Knospen von Botryllus, wie es scheint mit Unrecht, in Abrede (l. c. pag. 603), giebt aber dabei an, dass die »einheitliche Peribranchialblase sich nun derart weiter entwickelt, dass sie nicht nur den Abschnitt des Kiemendarmes, sondern den ganzen Darmtractus umwächst« (l. c. pag. 594). HJORT hat offenbar die Epikardialsäcke gesehen, nur nicht als solche erkannt. Zu demselben Ergebnis gelangt auch der dritte Forscher, welcher die Knospung des Botryllus studirt hat, nämlich OKA[3].

Die Epikardialsäcke des Botryllus, welche PIZON als epibranchiale Divertikel der Kloakalhöhle bezeichnet, trennen sich mit der letzteren und mit den peribranchialen Höhlen zusammen von der primitiven inneren Blase ab. In Folge dessen erscheinen die beiden epibranchialen Säcke nicht weiter als Anhänge der kloakalen Höhle und stellen nach PIZON eine einheitliche Höhle zusammen, welche von ihm als periviscerale Höhle bezeichnet ist. PIZON sagt, dass zwischen der peribranchialen resp. der kloakalen Höhle und den beiden hinteren Divertikeln (epikardialen Höhlen) keine Grenze existirt. Dieser innige Zusammenhang der epikardialen Säcke mit der kloakalen Höhle beim Botryllus stellt jedenfalls einen bedeutenden Unterschied von denjenigen Bauverhältnissen dar, welche von VAN BENEDEN bei Clavellina angegeben wurden. Wenn man aber an die eigenthümliche Art der Abtrennung der peribranchialen Höhlen von der primitiven inneren Blase bei den Botryllusknospen denkt, so könnte man vielleicht die eigenthümlichen Verhältnisse der Epikardialsäcke, namentlich ihre Verbindung mit der Kloake, als eine konsequente Folge der frühzeitigen Abtrennung der Kloakalhöhle von der primitiven inneren Blase erklären. PIZON betrachtet die Epikardialsäcke als Divertikel der Kloakalhöhle und sagt dabei, dass dieselben niemals von der letzteren sich abtrennen.

[1] l. c. [2] l. c.

[3] OKA, Über die Knospung der Botrylliden. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LIV.

Die Entwicklung der Epikardialhöhlen geht bei den Knospen von Distaplia in einer anderen Weise vor sich, als sie beim Botryllus beschrieben wurde. Die Unterschiede, welche Distaplia in dieser Beziehung vom Botryllus zeigt, können durchaus durch die Verschiedenheit in der Bildung ihrer Peribranchialhöhlen und ihrer Kloake erklärt werden. Ich habe schon oben hervorgehoben, dass die Peribranchialblasen der Distapliaknospen sich jede für sich von der primitiven Entodermblase abtrennen und dass die Kloakalhöhle erst später durch das Zusammenfließen der beiden Peribranchialblasen entsteht. Die Epikardialsäcke bleiben während der Abtrennung von der Peribranchialblase mit dem Kiemendarm in Verbindung, trennen sich von dem letzteren nicht ab und stehen schon desswegen mit der Kloake nicht in Zusammenhang, was sonst beim Botryllus nach Pizon der Fall sein soll. Die Bauverhältnisse der Epikardialsäcke in den Knospen von Distaplia stehen vielmehr denjenigen von Clavellina näher als denen von Botryllus, obgleich in der Entwicklung dieser Organe bei den beiden genannten Ascidien einige nicht bedeutende Unterschiede vorhanden sind. Dieselben bestehen darin, dass bei Distaplia die beiden Epikardialsäcke nach der Analogie mit den Peribranchialblasen nicht gleichzeitig sich bilden und dass eine derselben vor langer Zeit mit dem Kiemendarm in Verbindung steht. Es scheint aber, dass die Epikardialsäcke auch bei den übrigen Ascidienarten nicht ganz symmetrisch gestaltet sind und dass bei Clavellina sowie beim Botryllus eines von diesen Organen immer größer als das andere ist.

Gehen wir nun zum Perikardium über. Über die Entwicklung dieses Organs stehen die Ansichten der verschiedenen Forscher ziemlich in Einklang, indem die meisten einen entodermalen Ursprung des Perikardiums annehmen. Die Unterschiede in den Ansichten beziehen sich auf die Art und Weise, in welcher dieses Organ sich von der Entodermalblase abtrennt. Seeliger[1] war der Erste, welcher eine entodermale Entstehung des Perikardiums zuerst bei den Knospen und dann auch bei den Larven von Clavellina angegeben hat. Er hat namentlich nachgewiesen, dass das Perikardium aus der ventralen Einstülpung oder aus dem ventralen Sacke der Darmblase sich bildet (l. c. pag. 31), später von demselben sich abtrennt und in Form einer selbständigen Blase erscheint. Die Abbildungen von Seeliger und namentlich eine enorme Größe der Perikardiumanlage bei den

[1] Seeliger, l. c. (Clavellina).

Knospen der Clavellina in denselben lassen schon von vorn herein vermuthen, dass die angebliche Anlage nicht dem Perikardium allein angehört. In der That haben E. van Beneden et Julin nachgewiesen, dass das von Seeliger angegebene Divertikulum des Kiemensackes der Knospen von Clavellina, welches nach ihm das Perikardium und Herz erzeugen soll, eigentlich nichts Anderes als einen Theil der stolonialen Scheidewand (lame epicardique) darstellt und dass das Herz nicht auf Kosten dieses entsteht. Seeliger, welcher die eigentlichen Epibranchialsäcke bei Clavellina nicht unterschieden hat, hat einen Theil der letzteren für die Anlage des Perikardiums angenommen. E. van Beneden et Julin geben eine detaillirte Beschreibung der Entwicklung des Perikardiums bei den Knospen von Clavellina; die letztere scheint ziemlich komplicirt zu sein. Das Perikardium und Epikardium bilden zuerst eine gemeinschaftliche Höhle mit der inneren (entodermalen) Blase zusammen. Die beiden Äste des Epikardiums sind zuerst mit dem Perikardium in Verbindung, später tritt eine Abtrennung des letzteren ein; das Epikardium bleibt mit der mittleren Blase (dem Kiemendarm) in Verbindung, während das Perikardium sich von denselben abtrennt und in Verbindung mit der stolonialen Scheidewand bleibt. Die Kiemendarmhöhle mit dem Epikardium entsprechen dem vorderen, das Perikardium dem hinteren Theile der primitiven inneren (entodermalen) Blase.

Die Angaben über die Entwicklung des Perikardiums beim Botryllus sind nicht übereinstimmend. Pizon behauptet namentlich, dass das Perikardium der Botryllusknospe in Form eines Divertikulums der primitiven entodermischen Blase entsteht, welche sich von der letzteren vollständig abtrennt und in Form eines verlängerten Rohres auftritt. Nach Hjort soll das Herz in Form eines kleinen Zellenklumpens erscheinen, welcher der ventralen rechten Seite des hinteren Drittels der Knospe anliegt. Die Abstammung dieser Perikardiumanlage ist Hjort unbekannt geblieben; er konnte desswegen die Frage nicht entscheiden, ob dieselbe einen mesodermalen oder entodermalen Ursprung hat.

Das Perikardium in den Knospen von Distaplia tritt in Form eines der unteren Wand des Kiemendarmes aufliegenden Zellenhaufens auf. Er ist von Anfang an von dem Kiemendarme abgetrennt und befindet sich zwischen den Mesodermzellen; desswegen kam ich zu dem Schluss, dass derselbe aus dem Mesoderm entstanden ist. Wenigstens habe ich keinen Grund, diesem Zellenhaufen einen

entodermalen Ursprung zuzugestehen. Ich muss dabei bemerken, dass die Abbildungen derjenigen Forscher, welche das Perikardium bei den Larven der Ascidien oder bei den Knospen derselben aus dem Entoderm ableiten, für mich auch nicht überzeugend sind. Die Abbildung eines Querschnittes durch die Knospe von Botryllus, welche z. B. Pizon auf seiner Fig. 7 Taf. I zum Beweise der entodermalen Entstehung des Perikardiums giebt, erreicht den Zweck gar nicht, indem der von ihm als Perikardiumanlage mit *Per* bezeichnete Kreis der Epithelzellen wohl auch einen Querschnitt der unteren Wand des Kiemendarmes darstellen kann, welche in keiner Beziehung zum Perikardium stehen könnte. Die Querschnitte durch die weiteren Entwicklungsstadien, in welchen das unzweifelhafte Perikardium bereits vorhanden ist (Fig. 23, 24 und 25 Taf. 2, l. c.), sind so wenig mit dem vorher citirten Stadium verbunden, dass es jedenfalls zweifelhaft ist, ob wir in dem mit den Buchstaben *Per* bezeichneten Kreise wirklich dasselbe Gebilde vor Augen haben, welches auf Fig. 7 mit denselben Buchstaben bezeichnet ist. Mit anderen Worten, die erste Anlage des Perikardiums beim Botryllus ist von Pizon nicht dermaßen genau verfolgt, dass man aus seinen Präparaten resp. aus der Abbildung auf die entodermale Natur der Perikardiumanlage schließen könnte. Viel überzeugender sind die Abbildungen von E. van Beneden et Julin (vgl. Taf. XVI Fig. 3*a*—3*e*), welche einen festen Beweis für die Verbindung der Perikardiumanlage mit den Epikardialsäcken geben, obwohl auch dadurch nicht festgestellt wird, ob man in diesen Schnitten wirklich das jüngste Entwicklungsstadium des Perikardiums vor Augen hat.

Den schwierigsten Punkt in der Knospungsgeschichte der Ascidien, so wie der Tunicaten überhaupt bietet die Entwicklung des Nervensystems dar. Obgleich die Angaben verschiedener Forscher in dieser Beziehung ziemlich übereinstimmend sind, klingen dieselben doch so sonderbar aus und die Entwicklung des Nervensystems bietet nach diesen Angaben so wesentliche Unterschiede von der der Larven dar, dass man offenbar volles Recht hat, die Frage über die Entstehung des Nervensystems bei den Ascidienknospen als eine offene zu betrachten. Die Objekte, an denen ich die Gelegenheit hatte, über diese Frage meine Erfahrungen zu gewinnen (die Entwicklung der Pyrosoma und der Distaplia), haben mich jedenfalls überzeugt, dass die Anlage des Nervensystems zu den frühesten Anlagen in der Knospe gehört und dass schon aus diesem Grunde die Untersuchung über die Entstehung dieses Organs mit den größten technischen

Schwierigkeiten zu thun hat. KOWALEVSKY[1] war der Erste, der die entodermale Entstehung des Nervensystems bei den Knospen der Perophora und später der anderen Ascidien angegeben hat. Nach ihm soll das Nervensystem in Form einer Ausstülpung der Wand des Kiemensackes entstehen, welche sich später in ein mit dem Kiemensack kommunicirendes Rohr schließt. Seit dieser ersten Angabe sind bereits 20 Jahre verflossen, ohne irgend eine neue Untersuchung in diesem Gebiet zu bringen. GANIN[2], der die Entwicklung der Knospen des Dedemniums und des Botryllus genau untersucht hat, leitet die Nervenblase von der primitiven inneren Blase (entodermalen Blase) ab und giebt an, dass das Nervensystem durch die Theilung der letzterwähnten Blase entstehen soll. Die Abbildungen GANIN's sind aber so oberflächlich und wenig verständlich, dass man schwer seine Angaben mit denen der späteren Forscher zusammenstellen kann. Jedenfalls müssen wir notiren, dass nach den Angaben von GANIN das Nervensystem beider genannten Ascidienarten entodermalen Ursprungs sein soll. Indem die darauf folgenden Forscher auf dem Gebiete der Knospungsgeschichte der Ascidien von GIARD[3], DELLA VALLE[4] und SEELIGER[5] sehr wenig zu den Ergebnissen der Untersuchungen von KOWALEVSKY und GANIN beitragen, sind unsere Kenntnisse in Bezug auf die ersten Entwicklungsstadien des Nervensystems in den letzten Jahren durch drei wesentliche Untersuchungen bereichert. Sie sind von PIZON[6], HJORT[7] und OKA[8] angestellt und beziehen sich auf die Knospen von Botryllus. Obgleich alle drei genannten Forscher in Bezug auf die Entwicklung des Ganglions wesentlich von einander abweichen, stimmen sie doch darin überein, dass sie die erste Anlage des Trichters in Form einer entodermalen Einstülpung annehmen. Dieselbe erscheint als ein hohler, nach vorn wachsender Fortsatz des Kiemensackes, der an seinem vorderen Ende blind geschlossen ist und durch sein hinteres Ende in die Höhle der inneren Blase ausmündet. Später obliterirt sich diese hintere Öffnung, und anstatt dieser tritt eine offene Verbindung des vorderen Endes des Rohres mit der inneren Blase ein, welche weiter als die Trichter-

[1] KOWALEVSKY, Sur le bourgeon. du Perophora (trad. par GIARD). Revue des Sc. Nat. Montpellier 1874. — Über die Knospung der Ascidien. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. X. 1873.

[2] Ганинъ. Исторія разв. сложныхъ асцидій Извѣстія Варшав. Университета. 1870.

[3] GIARD, Recherches sur les Asc. composées. Arch. Zool. Esper. T. I.

[4] DELLA VALLE, l. c. [5] SEELIGER, l. c. [6] PIZON, l. c. [7] HJORT, l. c. [8] OKA, l. c.

öffnung verbleibt. In so fern stimmen die Angaben der drei genannten Forscher überein. Was aber die Entwicklung des Gehirnganglions anbetrifft, so weichen ihre Ansichten von einander ab. Pizon erschließt aus verschiedenen Gründen — die für mich jedenfalls sehr wenig überzeugend sind, — dass das Nervensystem der Knospe aus einer Proliferation des Nervenfadens entstehen soll, welcher aus dem Ganglion des Mutterthieres abgeht. Obgleich die Äußerungen von Pizon nichts Unmögliches enthalten, und bei Diplosoma treffen wir in der That die Entwicklungsverhältnisse an, welche an die Angaben von Pizon erinnern, so fehlen doch die Beweise für eine solche Entwicklung beim Botryllus gänzlich, wie es Pizon selbst zugestehen muss. Nach den Angaben von Oka soll das Ganglion der Botryllusknospe ebenfalls unabhängig vom Trichter entstehen. Als erste Anlage des Ganglions sollen nach Oka zwei ektodermale Verdickungen funktioniren, welche auf der Rückenseite der Knospe oberhalb der Trichterausstülpung hervortreten. Diese Verdickungen wurden auch von Pizon beobachtet, doch sollen dieselben nach ihm eine andere Bedeutung haben als die, welche ihnen Oka zuschreibt. Hjort leitet das Nervenganglion aus der Verdickung der unteren Wand des dorsalen Rohres (die Anlage des Trichters) ab. Die Abbildungen, die Hjort zum Beweis seiner Ansichten anführt, sind meiner Ansicht nach überhaupt viel überzeugender als die jener früher erwähnten Forscher und die Entwicklungsart des Ganglions, wie dieselbe von Hjort beschrieben wurde, stimmt mit den bekannten Thatsachen in Bezug auf die anderen Tunicatenarten vollkommen überein, in so fern aber als der Trichter und das Ganglion gemeinschaftlich angelegt sind (vgl. die Entwicklung des Ganglions bei den Salpen, Pyrosomen, Distaplia). Weiterhin muss man anerkennen, dass die Hjort'schen Untersuchungen auf einer ziemlich ununterbrochenen Reihe der Stadien begründet sind und in dieser Beziehung an Genauigkeit diejenigen der anderen Forscher übertreffen. Es klingt doch immer sehr sonderbar, dass die entodermale Entstehung des Nervensystems an und gerade zur Zeit als wir neue und neue Beweise von dem gemeinschaftlichen Plane der Entwicklung dieses Organs im Thierreiche gewinnen und selbst die paradoxalen Fälle, die das allgemeine Princip störten (z. B. die Entwicklung des Nervensystems der Cephalopoden) endlich aufgeklärt und zum allgemeinen Plan zurückgeführt sind (vgl. Korschelt, Beitr. z. Entw. d. Cephalopoden in Leuckart's Festschrift).

Die allgemeinen Spekulationen Pizon's über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Ascidien und den Crinoiden scheinen mir an und für sich auf einer so schwankenden Basis zu stehen, dass sie kaum eine ernste Kritik verdienen.

Die Entwicklung des Nervensystems in den Knospen von Distaplia bietet mehrere hervorragende Unterschiede von der des Botryllus, wie diese letztere wenigstens in den angeführten Arbeiten dargestellt wurde. Das Nervensystem ist bei den Distapliaknospen von einem ektodermalen Ursprung. Es erscheint in Form von drei Zellen, die sich aus der Ektodermschicht nach innen senken und einen zuerst soliden und später hohlen Zellenklumpen darstellen. Der letztere wächst in die Länge und verwandelt sich in ein Rohr, welches sich weiter in drei Theile: einen vorderen, einen mittleren und einen hinteren differenzirt. Der erstere stellt die Anlage des Trichters, der zweite die des Ganglions, der dritte die des visceralen Nerven dar. Es ergiebt sich daraus, dass 1) die Entwicklung des Nervensystems in der Knospe der Distaplia in derselben Weise wie beim Embryo vor sich geht; 2) dass der Trichter ein integrirender Theil des Nervensystems ist. Diese Ergebnisse stehen im schroffen Gegensatz mit denjenigen, welche an Botryllusknospen von allen citirten Beobachtern erhalten wurden; der Gegensatz ist so groß, dass man bis jetzt kaum einen Weg finden kann, die Entwicklung beider Ascidienarten, des Botryllus und der Distaplia, zu einem und demselben Entwicklungsplan zurückzuführen. Die Lage ist aber nicht ganz hoffnungslos, da zwischen den Synascidien bis jetzt nur ein minimaler Theil in Bezug auf die Knospung untersucht ist; in diesem Theile treffen wir doch so mannigfaltige organogenetische Erscheinungen an, dass es jedenfalls zulässig ist, eine so große Mannigfaltigkeit in dem noch unerforschten Theile dieser Gruppe vorauszusetzen; doch könnte man hoffen, die Übergangsformen zu finden, welche von der ganz normalen Entwicklungsart des Nervensystems der Distapliaknospen zu den abnormen Entwicklungserscheinungen der Botryllusknospen führen.

Meine eben erörterten Ergebnisse über die Entwicklung des Nervensystems der primordialen Knospen der Distaplia stimmen mit denen, welche ich bei der Entwicklung der Ascidiozoiden der Pyrosome erhalten habe, vollkommen überein. Sie stellen auch viele Ähnlichkeit mit der Entwicklung des Nervensystems der Anchinia[1] dar,

[1] J. Barrois, Recherches sur le cycle genetique et le bourgeonnement de l'anchinie. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1885.

obwohl in Bezug auf die letzterwähnte Art noch nicht ermittelt ist, ob ihr Nervensystem aus dem Ektoderm oder aus dem Entoderm entstehen soll. Es ist gar nicht unmöglich und sogar sehr wahrscheinlich, dass bei dieser Art das Nervensystem einen ektodermalen Ursprung hat.

Diese Ähnlichkeit bezieht sich aber nur auf die Entwicklung des Nervensystems der primordialen Knospe der Distaplia. Bei allen übrigen aus der primordialen Knospe entstehenden Knospen geht die Entwicklung des Nervensystems in einer anderen Weise vor sich. Alle durch Theilung entstandenen Knospen bekommen ihr Nervensystem von der Mutterknospe, deren Nervenrohr mit den anderen Organen gleichzeitig sich theilt und in die Tochterknospe übergeht. Solche Entwicklungsverhältnisse trifft man weder bei der Entwicklung der Ascidiozoiden der Pyrosomen, bei welchen das Nervenanglion in jedem gesondert gebildet ist, noch bei der Anchinia, in deren Knospen das Nervengangsystem (nach Barrois) ebenfalls selbständig angelegt werden soll. In dieser Beziehung stehen die Knospen der Distaplia jedenfalls den metagenetischen Salpen viel näher, als den Pyrosomen, worüber noch weiter die Rede sein wird.

2) Die Entwicklung der Distapliaknospen im Vergleich mit der des Keimstockes der metagenetischen Tunicaten.

Die Metamorphose der Distaplia stellt ein besonderes Interesse durch die Beziehungen dar, welche sie zur metagenetischen Fortpflanzung der anderen Tunicaten hat. Darauf haben schon meine Vorgänger und besonders Ulianin hingewiesen. In seiner vortrefflichen Monographie über Doliolum sagt er: »Die von Della Valle untersuchte Distaplia ist besonders darum interessant, weil nicht nur von dem Stolo prolifer ihrer Amme resp. Larve dem Doliolum ähnliche Urknospen abgehen, sondern auch darum, weil nur bei dieser Synascidie ein deutlicher, dem der Pyrosomen-, Salpen- und Doliolum-Ammen ähnlicher Stolo prolifer nachgewiesen ist.« Obwohl ich diese Meinung von Ulianin nicht vollkommen theile und namentlich das Vorhandensein des eigentlichen Stolo prolifer bei den Distaplialarven in Abrede stelle, muss ich doch den Ansichten von Ulianin über eine gewisse Ähnlichkeit zwischen der Fortpflanzung der Distaplia und der des Doliolums, so wie der anderen metagenetischen Tunicaten überhaupt beistimmen. Die

Bildungsstelle der primordialen Knospe der Distaplia, die Theilung derselben, die Wanderung aller Knospen, welche die Larve producirt, sind die Erscheinungen, welche die Fortpflanzung der Distaplia mit der des Doliolum am innigsten verbinden. Die Analogie in der Fortpflanzung zwischen beiden genannten Tunicatenarten geht aber nicht weiter; der anatomische Bau des Stolo prolifer des Doliolums bietet wesentliche Unterschiede von dem der Knospe von Distaplia dar, und hätte man nur den Bau des Stolo und die organogenetischen Verhältnisse der Knospen im Doliolum als einen Grund für die Vergleichung der Fortpflanzung beider genannten Arten gewählt, so könnte man die Verwandtschaft derselben mit der Distaplia schwer beweisen. Die primordiale Knospe der Distaplia ist sehr einfach gebaut, sie stellt namentlich eine Doppelblase dar, in deren Innerem die Anlage des Nervensystems in Form eines Nervenrohres liegt. Die Entwicklungsvorgänge des Ascidiozoids aus einer solchen einfach gebauten Knospe sind denjenigen anderer Ascidienknospen sehr ähnlich. Im Gegentheil bietet die Urknospe des Doliolums von Anfang an eine bedeutende Komplikation dar und weichen die Entwicklungsvorgänge derselben im Vergleich mit denen der Ascidienknospen bedeutend ab. Nach den Angaben von Ulianin (Doliolum pag. 62), der die jüngsten Entwicklungsstadien des Stolo prolifer des Doliolums beobachtet hat, soll dasselbe aus paarigen Kloakal- resp. Pharyngealausstülpungen und eines mesodermalen Zellenhaufens entstehen, welche in eine Ektodermhülle eingeschlossen sind. Diese Ausstülpungen haben weder bei den Distapliaknospen, noch bei den Stolonen der Salpen und Pyrosomen speciell homologe Theile, doch könnte man vermuthen, dass sie der entodermalen Ausstülpung der Knospen von Distaplia entsprechen sollen und nur eine weitere Komplikation derselben darstellen. Diese Komplikation ist aber so groß und die Kluft zwischen dem Doliolum und der Distaplia ist in dieser Beziehung so bedeutend, dass man schwerlich die Verwandtschaft zwischen der Distaplia und Doliolum finden könnte, hätte man in einigen doliolumähnlichen Tunicaten die Formen nicht gehabt, welche den Übergang zwischen der Distaplia und Doliolum ausmachen. Es sind namentlich die als Anchinia und Dolchinia bekannten, leider noch bis jetzt ziemlich problematischen Tunicaten, deren Knospungsvorgänge für das Verständnis der Entwicklungsvorgänge des Doliolums sehr wichtig erscheinen. Man kennt leider bis jetzt noch nicht die agame Form, welche die Anchinia- resp. Dolchiniaketten producirt; die verschiedenen auf dem sogenannten

Stolo der genannten Tunicaten sich befindenden Knospenstadien lassen doch die Knospenvorgänge ziemlich genau verfolgen und wir verdanken namentlich J. Barrois[1] und Korotneff[2] eine detaillirte Beschreibung der jüngsten Knospungsstadien beider genannten Tunicaten. Die jüngsten Knospen der Anchinia stellen ein Bläschen dar, welches aus einer entodermalen Hülle und aus einem im Inneren derselben sich befindenden Zellenhaufen besteht. Der letztere bildet nach Barrois nicht nur die Anlage der entodermalen Organe, sondern liefert auch die freibeweglichen Mesodermzellen und soll desswegen als Mesoentoderm betrachtet werden, indem ein Theil dieses Haufens in die Mesodermzellen sich verwandelt. In einem etwas späteren Stadium tritt die Anlage des Nervensystems auf, dessen Ursprung von Barrois nicht näher ermittelt wurde. Das Entoderm sowohl wie die Anlage des Nervensystems bieten zuerst eine kompakte Zellenmasse dar, in welcher später die entsprechenden Höhlen erscheinen. Die weiteren Differenzirungsvorgänge der eben angedeuteten Organanlagen bietet für uns weniger Interesse als die ersten, welche jedenfalls auf eine nicht unbedeutende Analogie zwischen der Knospung der Anchinia und der der Distaplia hinweisen. In beiden Fällen haben wir es mit der Knospenanlage zu thun, deren architektonische Bauverhältnisse ziemlich gleich sind. Einige Unterschiede, welche die Knospe der Anchinia von der der Distaplia zeigt, z. B. die kompakte Anlage des Entoderms, sind offenbar von sekundärem Werthe und können die Homologie der beiderlei Knospen nicht stören. Was die Entwicklung der Knospe von Dolchinia anbetrifft, so stimmt dieselbe im Wesentlichen mit derjenigen der Anchinia überein; einige Unterschiede zwischen der Beschreibung von Barrois und derjenigen von Korotneff finden vielleicht ihre Erklärung in einigen Ungenauigkeiten der Untersuchungen dieser Forscher, welche durch enorme technische Schwierigkeiten, welche dieses Objekt darstellt, bedingt sind.

Obwohl die agame Generation der Anchinia und der Dolchinia bis jetzt nicht gefunden ist, kann man doch kaum zweifeln, dass dieselbe doliolumähnlich sein muss. Dafür spricht eine vollkommene Analogie in dem Bau der Zooide, welche bei den beiden genannten

---

[1] J. Barrois, Recherches sur le cycle genetique et le bourgeonnement de l'Anchinie. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XXI.

[2] Korotneff, La Dolchinia mirabilis. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. X.

Tunicaten dem Stolo ansitzen. Die drei Genera: Anchinia, Dolchinia und Doliolum gehören somit zu einer und derselben Tunicatengruppe. Die Unterschiede in der Knospungsgeschichte, die ich eben hervorgehoben habe, weisen darauf hin, dass die Knospungsvorgänge in allen drei Repräsentanten der Doliolidengruppe eine stufenweise Differenzirung erlitten haben, und es ist keine schwierige Aufgabe, den Gang dieser Differenzirung nach der allmählichen Komplikation der Knospung ziemlich genau zu bestimmen. Wir haben gesehen, dass die komplicirtesten Entwicklungsverhältnisse der Knospe uns das Doliolum, die einfachsten die Anchinia darbietet. Da wir keinen Grund finden, die Knospungsvorgänge der letzterwähnten Art als einen Regress zu betrachten, so müssen wir annehmen, dass die Knospung der Anchinia auch als eine primitive Knospungsform zu betrachten ist, und dass also von dieser primitiven Form die Knospung eine Reihe von Komplikationen darstellen sollte, die ihren höchsten Punkt beim Doliolum erreichte. Es sei hier bemerkt, dass dieser Schluss, beziehungsweise die systematische Stellung des Doliolums, auch mit der Eigenthümlichkeit der Fortpflanzung dieser Tunicate übereinstimmt. Es ist bekannt, dass die Knospen des Doliolums polymorph, diejenigen der Anchinia und Dolchinia gleichartig sind. Der Polymorphismus, welcher von allen Dolioliden nur dem Genus Doliolum eigen ist, soll auch im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Doliolidengruppe ausgebildet werden, und zwar sollte dieselbe mit der Komplikation der Entwicklung des Stolo prolifer Hand in Hand gehen.

Der Bau der Stolonen- resp. Knospenanlage der Anchinia und Dolchinia lässt sich aus dem Vergleich mit den Knospen der Distaplia und mit dem Keimstock der metagenetischen Tunicaten ganz gut erklären. Es erweisen sich dadurch mehrere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen drei Formen des Proliferationsorgans. Wir haben schon oben angedeutet, dass die jungen Knospen der Anchinia ihrem Bau nach den Knospen der Distaplia sehr ähnlich sind. Es handelt sich in beiden Fällen um eine Doppelbase, welche aus dem Ektoderm und aus dem Entoderm der Mutter entsteht. Der Unterschied zwischen beiden in Rede stehenden Gebilden besteht nur darin, dass in den Knospen der Anchinia das Entoderm erst in den späteren Stadien eine Höhle bekommt, während es in den Knospen von Distaplia von Anfang an hohl ist. Die weiteren Entwicklungsvorgänge, z. B. die Bildung des Nervensystems und die architektonischen Bauverhältnisse der weiteren Entwicklungsstadien

der Knospe zeigen auch sehr viel Homologie bei den Knospen beider genannten Tunicaten, so dass wir annehmen dürfen, dass die Entwicklung der Knospen bei ihnen nach einem und demselben Plan vor sich geht.

Dieselben architektonischen Bauverhältnisse sind auch für den Stolo prolifer der metagenetischen Tunicaten (ausgenommen des Doliolums) charakteristisch. Der Keimstock der Salpen und der Pyrosomen bildet sich bekanntlich in Form eines hohlen Fortsatzes der Leibeswand, in welchen das Entoderm sich einstülpt. Die einfachsten Verhältnisse stellt der Keimstock der Pyrosoma dar, bei welchem die Anlage der Genitalorgane ziemlich frühzeitig sich bildet. Bei den Salpen treffen wir bekanntlich eine weitere und morphologisch sehr wichtige Komplikation, indem bei ihnen noch die Anlage des Nervensystems in Form eines Nervenrohres schon im Anfang der Bildung des Keimstockes auftritt. Vergleicht man die Knospe der Distaplia mit dem Keimstock der Pyrosomen und Salpen, so trifft man in der Bildung des Entodermschlauches einen wichtigen Vorgang, welcher diese beiderlei Proliferationsorgane zu einander nähert. Die Entwicklung des Nervensystems und der Geschlechtsorgane bietet im Gegentheil einen wichtigen Punkt dar, in dem sich die genannten Tunicaten divergiren. Bei einigen der genannten Tunicaten bildet sich das Nervensystem sehr frühzeitig (Distaplia, Salpen), bei den anderen tritt in der Entstehung dieses Organs eine merkliche Verspätung auf. Wenn man aber die Entwicklung der Knospe bei Distaplia für die Urform der phylogenetischen Entwicklung des Keimstockes annimmt, so muss man die Salpen als die dieser Urform näher als die Pyrosomen stehende Formen halten. Die Verspätung in der Bildung des Nervensystems, sowie die Entwicklung desselben bei jedem Individuum des Keimstockes für sich, muss man als eine Ablenkung von dem allgemeinen Entwicklungsplan halten.

3) Die Bedeutung der Metamorphose der Distaplia für die Entwicklung der Metagenesis der Tunicaten.

In meinen früher erschienenen Schriften über die Entwicklung der Tunicaten[1] habe ich schon mehrmals Gelegenheit gehabt, die Ansichten verschiedener Forscher über die Entstehung der Metagenese zu besprechen und meine eigenen aus einander zu setzen. Hier

[1] Salensky, Über die Knospung der Salpen.

will ich aus diesem Grunde die geschichtliche Übersicht der darüber vorhandenen Hypothesen vermeiden. Mein Standpunkt zu der Frage über die Entstehung der Metagenesis der Tunicaten wurde in meiner Arbeit über die Entwicklung der Pyrosoma mit folgenden Worten geäußert: »Die Frage nach der Entstehung der Metagenese bei den Tunicaten ist am besten auf dem Wege vergleichender Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Repräsentanten dieses Stammes zu lösen.« Diesem Wege werde ich folgen und der Hauptzweck meiner vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung der Distaplia ist der, um die interessanten Fortpflanzungsvorgänge dieser Ascidie in ihren Verhältnissen zu der metagenetischen Entwicklung anderer Tunicaten zu prüfen. Im vorhergehenden Kapitel habe ich die Hauptmomente der Entwicklung der Distaplialknospen mit denjenigen des Keimstockes der Anchinia, Dolchinia, Doliolum und Salpen verglichen und bin zu dem Schluss gekommen, dass diese beiderlei Gebilde in mehreren Hinsichten homolog erscheinen. In Distaplien haben wir mit einer Tunicatenform zu thun, deren Fortpflanzung als eine echte Metagenesis zu betrachten ist, die für die allgemeine Theorie der Metagenesis um so wichtiger ist, als hier die Rolle der Ammengeneration die Larve spielt, welche nie die Geschlechtsreife erlangt und auf dem ungeschlechtlichen Wege die geschlechtliche Ascidiozoide producirt. Damit ist der Beweis für meine schon mehrmals früher ausgesprochene Ansicht geliefert, dass die ungeschlechtliche Generation der metagenetischen Thiere aus einer Larve entstanden ist und einer Larve entspricht, und dass die Metagenesis mit der einfachen Metamorphose genetisch gebunden ist. Wenn dieser Schluss richtig ist, so kommt doch die Frage hervor: wie könnte wohl bei einer solchen Larve, welche die Urform der Ammengeneration darstellt, der Keimstock entstehen, welchen wir außerhalb der echten metagenetischen Tunicaten bei keinen anderen antreffen. Die Antwort auf diese Frage kann durch Vergleich der Proliferationsorgane der Distaplialarven mit denjenigen anderer nicht metagenetisch sich entwickelten Tunicaten, z. B. der Ascidien, gegeben werden. Das Proliferationsorgan der Distaplialarven tritt in Form einer Doppelblase hervor, die sich von der Larve abschnürt und die wir als Knospe bezeichnet haben. Diese Knospe zeichnet sich von den Knospen aller übrigen Ascidien durch mehrere Eigenthümlichkeiten aus. Erstens trennt sie sich von dem Mutterleibe außerordentlich frühzeitig ab; zweitens besitzt sie die Fähigkeit sich zu theilen und auf diesem Wege die neuen Knospen zu produciren. Die beiden

Eigenthümlichkeiten sind für die Frage: ob wir es in dem Proliferationsorgan der Distaplia wirklich mit einer Knospe und nicht mit einem anderen Organ zu thun haben, welches etwa dem ausgebildeten Stolo der metagenetischen Tunicaten homolog ist, nicht von gleichem Werthe. Bei der Übersicht der Litteratur haben wir gesehen, dass die Ansicht, nach welcher die Knospe als Stolo prolifer betrachtet wird, von Ulianin ausgesprochen und von Lahille angenommen wurde. Sie stützt sich hauptsächlich auf die Beobachtung Ulianin's, dass vom Larvenleibe mehrere Knospen nach einander sich abtrennen und dass die Proliferation der Knospen von einem am Mutterleibe fixirten Organ, welches etwa dem Keimstock der metagenetischen Tunicaten entspricht, zu Stande kommt. Meine eigenen Untersuchungen haben mich überzeugt, dass die Abtrennung der Proliferationsorgane resp. der primordialen Knospe der Distaplialarven in einem viel früheren Stadium sich vollzieht, als es von Ulianin angegeben wurde und dass die Bildung neuer Knospen resp. die Theilung der primordialen Knospe erst nach der Abtrennung derselben vor sich geht. Ich lege jedoch kein großes Gewicht auf diese Unterschiede in den Beobachtungen über die Entscheidung der Frage, ob wir es in unserem Falle mit einem Keimstock oder mit einer Knospe zu thun haben, da wir auch in mehreren Fällen Knospen antreffen, die sich vom Mutterleib nie abtrennen. Für die exquisiten Keimstocksformen, wie dieselben bei den meisten metagenetischen Tunicaten vorkommen, ist freilich die Fixation des Keimstockes sehr charakteristisch; daraus folgt aber nicht, dass auch solche Keimstöcke vorkommen können, die sich vom Ammenleibe frühzeitig abtrennen und im freien Zustande als Keimstöcke funktioniren könnten. Für die Entscheidung der oben aufgestellten Frage sind vielmehr die Entwicklungsvorgänge der primordialen Knospe wichtig; zeigen dieselben eine Analogie mit derjenigen, welche bei den echten Knospen anderer Tunicaten sich abspielen, so haben wir darin einen wichtigen Grund für die Annahme, dass wir in der primordialen Knospe eine echte Knospe vor uns haben. Der Vergleich der Entwicklungsvorgänge der Distapliaknospen mit denjenigen anderer Tunicaten führt zu dem Schluss von der vollkommenen Identität dieser beiderlei Vorgänge. Obwohl die primordiale Knospe sich frühzeitig theilt, kann man sie immer von der sekundären durch ihre höhere Entwicklung sehr leicht unterscheiden; die primordiale Knospe ist namentlich diejenige, welche am frühesten die definitive Form erreicht und das erste Individuum der jungen Kolonie bildet. Die Entwicklungsvor-

gänge der Organge dieser Knospe sowie auch der anderen (sekundären, tertiären etc.) Knospen sind im speciellen Theil dieser Arbeit genau beschrieben; im ersten Kapitel des allgemeinen Theiles habe ich auch die Entwicklungsvorgänge einiger Organe derselben mit derjenigen der Knospe der socialen Ascidien und der Synascidien verglichen. Ich glaube darin den Beweis geliefert zu haben, dass nicht nur der allgemeine Entwicklungsplan, sondern auch die Entwicklung einzelner Organe der Distapliaknospen mit derjenigen anderer Synascidien vollkommen übereinstimmen. Die Knospe von Distaplia bildet sich in Form einer Ausstülpung des Ektoderms, in welche diejenige des Entoderms eindringt, genau in derselben Weise, wie die Knospe des Botryllus, der Perophora, der Clavellina angelegt ist. Die weiteren Entwicklungsvorgänge in der Distapliaknospe beziehen sich auf das Entoderm, welches sich zunächst in zwei und später in drei Aussackungen sondert, von denen die mittlere die Anlage des Kiemendarmes, die beiden seitlichen die Anlagen der peribranchialen resp. epikardialen Höhlen darstellen. In Bezug auf die Entwicklung einiger Organe: des Nervensystems, des Perikardiums stehen meine an der Distaplia angestellten Beobachtungen im Gegensatz mit den Angaben anderer Forscher; diese letzteren Angaben stehen aber in einem so schroffen Gegensatz mit denjenigen über die Entwicklung der betreffenden Organe im Thierreiche überhaupt, dass es jedenfalls noch mehrerer Untersuchungen bedarf, um sie erklären zu können. Abgesehen von diesen, sind wir jedoch aus dem Vergleich der Entwicklungsgeschichte der Knospen von Distaplia mit denjenigen anderer Ascidien und mit dem Keimstocke der metagenetischen Tunicaten zu folgenden Schlüssen berechtigt:

1) Die erste Anlage der Knospe von Distaplia ist einerseits derjenigen der Knospen anderer Ascidien, andererseits dem Keimstocke der metagenetischen Tunicaten homolog.

2) Die weiteren Entwicklungsvorgänge in den Knospen von Distaplia sind denjenigen anderer Ascidienknospen gleich.

3) Die primordiale Knospe der Distaplia trennt sich vom Mutterkörper ab und erscheint in Form eines selbständigen Gebildes, welches seinem Bau nach dem Stolo prolifer der metagenetischen Tunicaten ähnlich und nach der Art dieser letzteren zur Quertheilung befähigt ist.

Es folgt daraus, dass die primordiale Knospe der Distaplia eine Übergangsform zwischen der Ascidienknospe und dem Keimstock der metagenetischen Tunicaten repräsentirt.

Die eben angedeutete Homologie zwischen der Distapliaknospe und den Knospen anderer Ascidien weist darauf hin, dass dieselben auch phylogenetisch einander verwandt sind. Die Knospen der Distaplia zeichnen sich aber von den Knospen der übrigen Ascidien durch ihre Fähigkeit aus, sich quer zu theilen, welch letztere besonders wichtig ist, indem sie auf die Verwandtschaft der Distapliaknospen mit dem Keimstock der metagenetischen Tunicaten hinweist. Woher kommt diese Theilungsfähigkeit und wie konnte sie entwickelt werden? Die einzige Antwort, welche auf diese Frage gegeben werden kann ist die, dass die Theilungsfähigkeit der Distapliaknospen aus der Knospungsfähigkeit anderer verwandter Ascidienarten sich entwickelt hat. Es ist bekannt, dass mehrere sociale und zusammengesetzte Ascidien während des Larven- resp. Knospenzustandes oder im ausgebildeten Zustande die Knospen bilden. Die Stelle, auf welcher die Knospen entstehen, ist sehr verschieden. Beim Botryllus bilden sich die Knospen zu beiden Seiten des Körpers, bei der Diplosoma ist es der vordere Theil des Darmkanals, welcher die Knospungszone darstellt, beim Amauroecium stellt das Postabdomen das Knospungsorgan dar. So weit es bekannt ist, bietet die Art der Knospenbildungen viele Verschiedenheiten dar; indem wir beim Botryllus und bei der Diplosoma eine oder zwei Knospen finden, die sich seitwärts oder bauchwärts bilden, trifft man bei dem Amauroecium eine metamere Bildung der Knospen, welche dem Keimstock der metagenetischen Tunicaten nicht unähnlich ist. Viele Ascidien besitzen also die Fähigkeit, während der verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung sich ungeschlechtlich fortzupflanzen. Ihre Fortpflanzungsart ist Knospung, während die der Distaplia immer als Theilung bezeichnet ist. Wenn wir aber diese Theilung der Distapliaknospen genauer betrachten, so finden wir in derselben eine Eigenthümlichkeit, durch welche dieselbe von den Theilungsvorgängen anderer Thiere sich auszeichnet. Es ist namentlich die, dass die Theilungsprodukte bei Distaplia immer ungleich sind, und zwar unterscheiden sie sich nicht nur durch ihre Größe, sondern auch durch ihren Bau von einander. Die Theilung der Distapliaknospen zeichnet sich also durch die Merkmale aus, welche für die Knospung ziemlich charakteristisch erscheinen. Ich bin fern davon, diesen Process als Knospung zu bezeichnen, aber die eben hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der Vermehrung weisen jedenfalls darauf hin, dass dieselbe nicht als eine exquisite Form der Theilung, sondern vielmehr als ein Übergang zwischen der Theilung und der Knospung zu

betrachten ist. Ist das richtig, so kann man die Vermehrung der Distapliaknospen aus einer terminalen Knospung entstanden denken, ungefähr von derjenigen Form, welche gegenwärtig bei der Knospung des Amauroecium zu beobachten ist.

In dem angeführten Vergleiche glaube ich den Beweis geliefert zu haben, dass die Knospen der Distaplia einerseits mit den Knospen anderer Ascidien, andererseits mit dem Keimstock der metagenetischen Tunicaten verwandt sind. Sie stellen somit eine Übergangsform dar zwischen diesen beiden Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tunicaten, und darin liegt ihre wichtige morphologische Bedeutung. Die phylogenetischen Schlüsse, die wir aus dieser Verwandtschaft ziehen, können folgenderweise aufgefasst werden: 1) Die Ammengeneration der metagenetischen Tunicaten ist aus der Larvenform der ascidienförmigen Thiere entstanden, welche die Fähigkeit besaß, sich durch die Knospen zu vermehren und zur Geschlechtsreife gelangte. 2) Der Keimstock der metagenetischen Tunicaten ist aus einer Knospe entstanden, bei welcher die Knospungsfähigkeit durch die Theilungsfähigkeit ersetzt wurde.

Odessa, im Mai 1893.

Erklärung der Abbildungen.

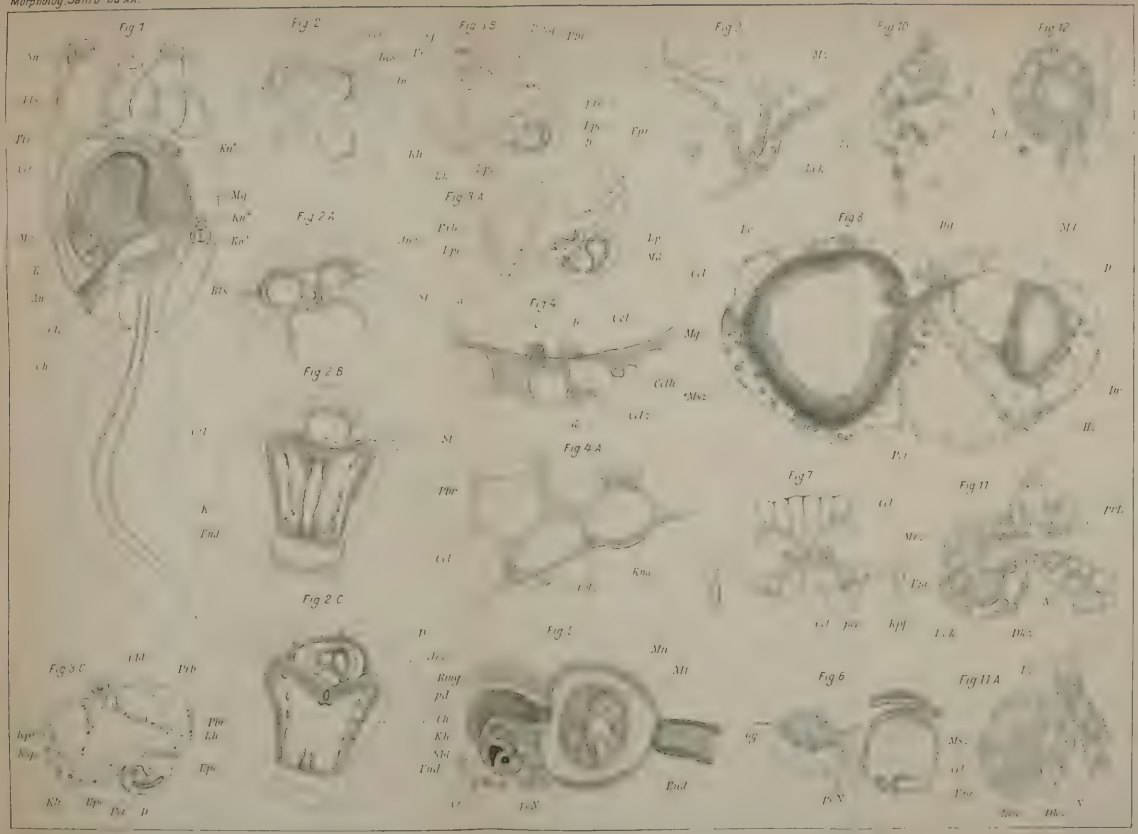
Tafel XVI—XX.

A Anus,
Bls blasenförmige Auftreibungen des Fixationsapparates,
Cel Cellulosesubstanz,
Celh Celluloselakune,
Celz Cellulosezelle,
Ch Cellulosehöhle,
Clo Kloakalhöhle,
Cr Krystallkörper,
D Darm,
Dkz Deckzellen der Nervenanlage,
Dt Dotter,
Dw Epithel der Darmwand,
Ec Ektoderm,
Eck Ektoderm der Knospe,
Ecrs Ektodermriss im Larvenkörper,
Egws Eingeweidesack,
Ecz Ektodermzelle,
En Entoderm,
Epc epikardiale Höhle der Larve,
Ftr Trichter des Fixationsapparates,
Fsn Fixationsapparat der jungen Kolonie,
G Gehirnganglion,
Inc innere Celluloseschicht,
K Kieme,
Kh Kiemenhöhle,
Kmz Kalymmocyte,
Kn Knospe,
Kpf Kiemenpfeiler,
Ksp Kiemenspalten,
Lh Leibeshöhle,
Lk Larvenleib,
lepcr linke Epikardialhöhle,

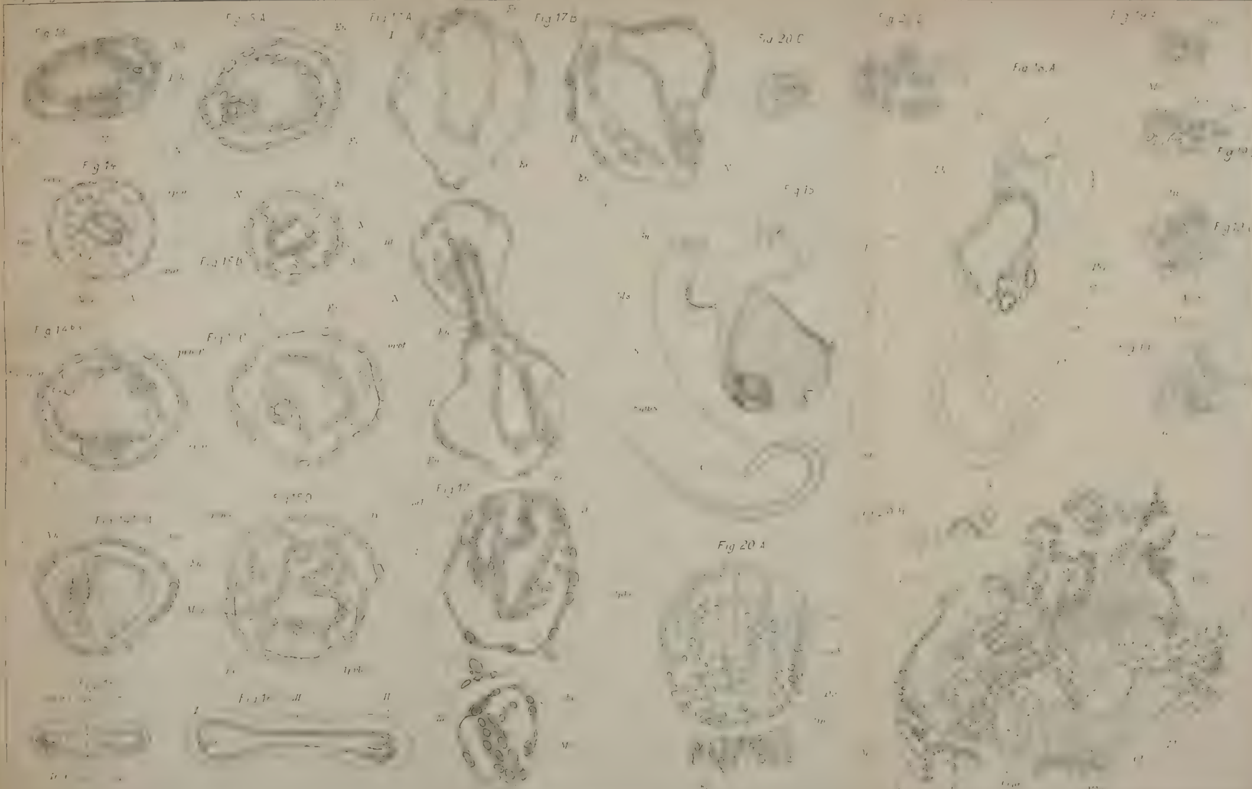
lpbr linke Peribranchialhöhle,
M Magen,
Md Magendrüse,
Mn Mund,
Mt Mundtentakel,
Mz Mesenchymzelle,
Mscd die im Darm eingewanderten Mesenchymzellen,
N Nervenanlage,
Nh Höhle des Nervenrohres,
pcN pericoronaler Nerv,
pcr pericoronale Rinne,
prc Perikardium,
prE prägastrale Entodermzelle,
Pgc Phagocyte,
prbrf Einfaltung der Entodermblase,
Rmg Rumpfganglion,
repc rechte Epikardialhöhle,
rpbr rechte Peribranchialhöhle,
Sbl Sinnesblase,
Stbl blasenförmige Erweiterungen der Stoloäste,
Stf Stoloäste,
Sn saugnapfförmige Organe,
Zkl die im Inneren des Darmes liegenden Zellenhaufen.

Fig. 1. Ausgeschlüpfte Larve der Distaplia magnilarva.
Fig. 2—2 *C*. Querschnitte durch einen alten Embryo der Distaplia magnilarva (Zeiss A + 2).
Fig. 3 *A*—*C*. Querschnitte durch die Larve der Distaplia aus dem Gebiete der Epikardialhöhle (Z. A + 2).
Fig. 4, 4 *A*. Zwei Querschnitte durch die Cellulosehülle eines hoch entwickelten Embryos (Z. Imm. + 2).
Fig. 5. Der Mund und die anliegenden Organe eines hoch entwickelten Embryos.
Fig. 6. Tangentialer Schnitt durch das Ganglion und die pericoronalen Nerven eines hoch entwickelten Embryos (C. + 2).
Fig. 7. Querschnitt durch die pericoronale Rinne eines hoch entwickelten Embryos.
Fig. 8. Querschnitt durch den Eingeweidesack eines hoch entwickelten Embryos.
Fig. 9. Theil eines Längsschnittes des Embryos im Bereiche der in Bildung begriffenen Knospe (Z. DD. + 2).
Fig. 10. Längsschnitt durch die in Bildung begriffene Knospe (Z. DD. + 2).
Fig. 11, 11 *A*. Längsschnitt durch eine weiter als in der Fig. 10 vorgeschrittene Knospe.
Fig. 12. Querschnitt durch die primordiale Knospe, genau vor der Abtrennung derselben vom Larvenleibe.
Fig. 13. Querschnitt durch die vom Larvenleibe abgetrennte Knospe.
Fig. 14. Primordiale Knospe zur Zeit der Theilung der Entodermblase.
Fig. 14 bis, 14 bis *A*. Zwei Querschnitte aus einer annäherungsweise gleich entwickelten Knospe der Fig. 14.
Fig. 15—15 *D*. Primordiale Knospe im Zustande der Theilung (Fig. 15) und eine Reihe von Querschnitten aus derselben.
Fig. 16. Primordiale Knospe im Beginn der Dreitheilung.
Fig. 17—17 *B*. Eine Reihe von Längsschnitten einer etwas älteren als auf der Fig. 16 abgebildeten Knospe, welche im Dreitheilungszustande sich befindet.
Fig. 18, 18 *A*. Larve der Distaplia beim Beginn der Metamorphose.
Fig. 19—19 *C*. Epithel der Darmwand der Larve zur Zeit der Einwanderung der Mesenchymzellen.
Fig. 20—20 *H*. Eine in der regressiven Metamorphose sich befindende Larve der Distaplia (Fig. 20), die Schnitte und einige histologische Elemente derselben darstellend (s. den Text).

Fig. 21, 21 *A*. Ein weiteres Stadium der Metamorphose der Distaplia.
Fig. 22, 22 *A*. Ein noch weiter vorgeschrittenes Metamorphosenstadium der Distaplia.
Fig. 23, 24. Zwei cylindrische junge Kolonien der Distaplia; Fig. 23 *A* und *B* zwei Querschnitte durch den Stolo der Kolonie Fig. 23.
Fig. 25. Eine aus Verwachsung zweier Individuen entstandene doppelte Kolonie der Distaplia.
Fig. 26—26 *B*. Querschnitte durch die im Beginn der Metamorphose sich befindende Larve (Z. C. + 2).
Fig. 27. Ein Theil des Querschnittes durch den Darmkanal einer weit zerfallenen Larve.
Fig. 28—28 *A*. Cellulosemantel einer jungen Kolonie zur Zeit des Zerfalls der Zellenpackete.
Fig. 29. Querschnitt durch den Überrest des Larvenkörpers aus demselben Stadium (Fig. 28).
Fig. 30. Zellige Elemente eines im Zustande der regressiven Metamorphose sich befindenden Botryllus (Z. Imm. + 2).
Fig. 31. Zellige Elemente (Phagocyten) aus dem Leibe der fixirten Larve der Diplosoma Listeri (Z. Imm. + 2).
Fig. 32—32 *E*. Eine Knospe (Fig. 32) nebst einer Reihe aus derselben entnommenen Querschnitten (Z. C + 2).
Fig. 33—33 *G*. Eine Knospe (Fig. 33—33 *B*) nebst einer Reihe aus derselben entnommenen Querschnitten (Fig. 33 *C—G*, Z. Imm. + 2).
Fig. 34. Querschnitt durch die Region des Perikardiums einer älteren Knospe als Fig. 33 (Z. Imm. + 2.
Fig. 35. Knospe der Distaplia zur Zeit der Bildung der peribranchialen und epikardialen Höhle.
Fig. 36—36 *G*. Eine gestielte Knospe (Fig. 36—36 *B*) nebst einer Reihe Querschnitte aus derselben (Fig. 36 *C — G*, Z. Imm. + 2).
Fig. 37. Drei Längsschnitte durch die Larve der Distaplia, um die Beziehungen der epikardialen Höhlen zu einander und zum Perikardium zu zeigen.



Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig



Wilh. Engelmann

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

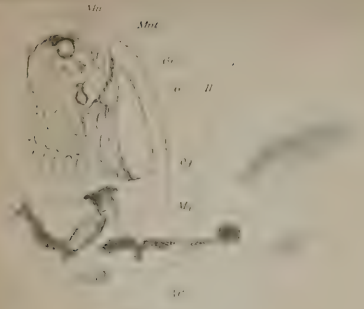


Fig 25

Fig 26 B

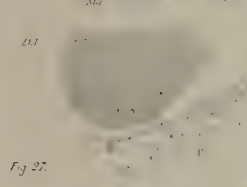


Fig 27.

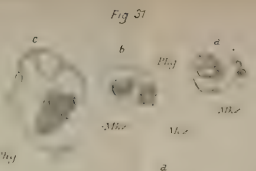


Fig 31

Fig 30

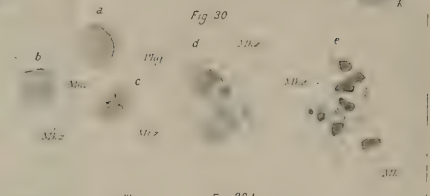


Fig 30

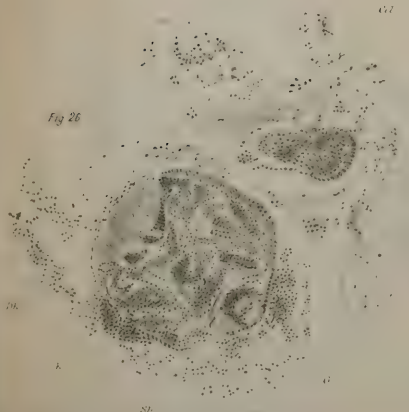


Fig 26

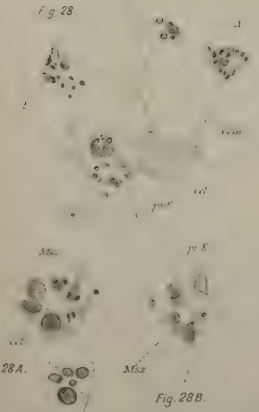


Fig 28

Fig 28 A.

Fig 28 B.

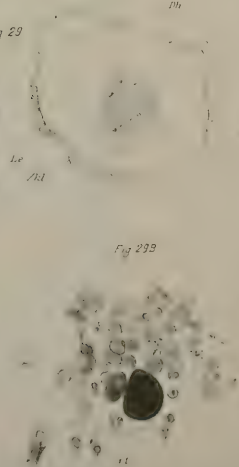


Fig 29

Fig 29 B

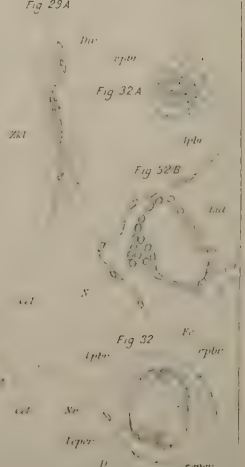


Fig 29 A

Fig 32 A

Fig 32 B

Fig 32

Verlag v Wilh Engelmann in Leipzig

Fig. 32 C
Fig. 33 B
Fig. 33 F
Fig. 36 C
Fig. 36 D
Fig. 36 E
Fig. 32 D
Fig. 36
Fig. 36 A
Fig. 32 F
Fig. 33 G
Fig. 33 E
Fig. 32 E
Fig. 33
Fig. 33 D
Fig. 36 B
Fig. 37
Fig. 37 A
Fig. 33 A
Fig. 33 C
Fig. 37 B

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten.

III. Säuger.

Von

Prof. Ferdinand Hochstetter
in Wien.

Mit Tafel XXI—XXIII und 16 Figuren im Text.

Einleitung.

Im Vorliegenden übergebe ich der Öffentlichkeit Resultate von Untersuchungen über die Entwicklung des Venensystems der Säugethiere, welche sich nun schon über eine Reihe von Jahren hinziehen und welche bestimmt sein sollen, meine Arbeiten über die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere bis zu einem gewissen Grade zum Abschluss zu bringen. Ich habe in der vorliegenden Abhandlung die Entwicklung jener Theile des Venensystems einiger Säugerformen, die ich auch bei den übrigen Wirbelthieren untersucht habe, so weit ich sie klarzustellen in der Lage war, dargestellt. Leider war es mir nicht vergönnt, auch rücksichtlich des Menschen volle Klarheit zu schaffen und mehr zu geben als fragmentarische Angaben, doch hoffe ich, dass auf Grundlage des Gegebenen auch von Anderen wird weitergebaut werden können.

Bei der vergleichend anatomischen Untersuchung der hinteren Hohlvene der Säuger ist es mir gelungen, eine größere Zahl von Thatsachen zu Tage zu fördern, die, wie ich hoffe, die Aufmerksamkeit anderer Forscher auf diesen Gegenstand lenken werden, und dazu führen werden, dass beispielsweise die Entwicklung der Verhältnisse bei den meisten Marsupialiern, die so sehr von den Verhältnissen bei den anderen Säugern abweichen, eine entsprechende

Klarlegung finden wird. Auch steht zu erwarten, dass bei der Untersuchung neuer Säugerarten, denn die Zahl der von mir untersuchten Formen war ja doch eine ziemlich beschränkte, manche neue Thatsache zu Tage gefördert werden wird.

Als Untersuchungsobjekte für die Entwicklung des Venensystems dienten vor Allem Embryonen des Kaninchens vom 9. bis zum 16. Tag nach der Befruchtung und beträgt die Zahl der mikrotomirten Embryonen mehr als 70. Weiter waren es Embryonen der Katze in ziemlicher Anzahl, einige Embryonen vom Igel, Schaf, Schwein und Menschen, welche untersucht werden konnten.

Über einzelne Resultate dieser entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen habe ich schon vor längerer Zeit in zwei vorläufigen Mittheilungen berichtet (32, 34), doch enthalten diese Mittheilungen einzelne Lücken und Irrthümer, die auszufüllen und zu verbessern mir, wie ich glaube, in der Folge gelungen ist. Die Methode der Untersuchung war dieselbe wie bei meinen früheren Arbeiten, doch habe ich auch zur Klarstellung einzelner schwierigerer Verhältnisse die plastische Rekonstruktion mit Hilfe der Plattenmodellirmethode herbeigezogen, wodurch ich insbesondere sehr instruktive Demonstrationsobjekte erzielte. Auch die Methode der Profil- und Frontalkonstruktion fand Verwendung und erwies sich von nicht unbedeutendem Nutzen.

Was die Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur anbelangt, habe ich nur von denjenigen Arbeiten Gebrauch gemacht, die etwas Thatsächliches über die Entwicklung und vergleichende Anatomie des Venensystems gebracht haben. Publikationen, wie die gegen meine vorläufige Mittheilung (32) gerichtete L. Kerschner's (40), habe ich, da ihnen keine eigenen Untersuchungen zu Grunde liegen, nicht weiter berücksichtigt, eben so wenig wie die mehr oder weniger übereinstimmenden Darstellungen der Entwicklung des Venensystems in den verschiedenen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Lehr- und Handbüchern. Eine Kritik dieser Angaben und Darstellungen hätte den Umfang der Arbeit über Gebühr vergrößert. Einer eingehenden Besprechung habe ich nur die Arbeiten von His, Rathke und Stark unterzogen, weil die Kenntnisse, die wir von der Entwicklung des Venensystems der Säuger und der Menschen bis jetzt hatten, auf den Arbeiten dieser Forscher basirten.

Die ziemlich umfangreiche Litteratur über Varietäten der betreffenden Abschnitte des Venensystems des Menschen und deren Erklärung wurde nur theilweise und ganz nebenbei benutzt.

Der Stoff der Arbeit wurde in mehrere Abschnitte gegliedert. Der erste Abschnitt behandelt die Entwicklung des Venensystems der Leber, der zweite Abschnitt die Umbildungen, welche sich im Gebiete der hinteren Kardinalvenen vollziehen, und die Entwicklung der hinteren Hohlvene. Im dritten Abschnitte wird das mitgetheilt, was über die hintere Hohlvene einer größeren Zahl von Säugethieren gefunden wurde, und im vierten Abschnitte endlich werden eine Reihe von Varietäten der hinteren Hohlvene, wie sie beim Menschen oder bei Thieren zur Beobachtung kamen, besprochen.

Entwicklung des Venensystems der Leber.

Ich will in meiner Schilderung von den Umbildungen, welche die V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales während der Entwicklung beim Kaninchen erleiden, von den Verhältnissen ausgehen, wie sie Embryonen vom 10. Tage nach der Befruchtung darbieten. Bei solchen Embryonen verlaufen die beiden V. omphalo-mesentericae von der vorderen Darmpforte an zu beiden Seiten des Darmrohres und fassen die Verbindung der Leberanlage mit dem Darme zwischen sich. Eine kurze Strecke weit kopfwärts von der Leberanlage vereinigt sich eine jede V. omphalo-mesenterica mit der V. umbilicalis ihrer Seite, die in der Leibeswand eingebettet verläuft, zu einem kurzen gemeinschaftlichen Stamme, der mit dem Ductus Cuvieri seiner Seite zusammenmündet. Sowohl die V. omphalo-mesentericae der beiden Seiten als auch die V. umbilicales besitzen gleiches Kaliber, und es erscheint die Anlage dieser Venen in diesem frühen Stadium der Entwicklung als eine vollkommen symmetrische. Die Lage der Gefäße und ihre Beziehung zu Darm- und Leibeswand erhellt aus einer Abbildung Kölliker's ([42] Fig. 540 p. 886)[1].

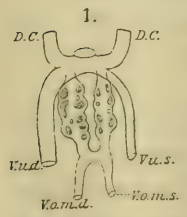
Die Symmetrie der Gefäße erfährt jedoch bald eine Störung, indem am 11. Tage die Bildung von Leberschläuchen beginnt. Und zwar geschieht dies zunächst in der Weise, dass die beiden Gefäße der rechten Seite ganz allmählich eine größere Weite erlangen als die der linken. Die sich entwickelnden Leberschläuche wachsen indessen in die zwischen Darm und äußerer Körperoberfläche befindliche Masse embryonalen Bindegewebes, die unter dem Namen ventrales Gekröse bekannt ist, hinein und lagern sich zum größten

[1] Vgl. auch Born (6) Fig. 2.

Theile an die ventrale Seite der V. omphalo-mesentericae, welche dadurch eine Verschiebung in der Richtung dorsalwärts erleiden, was eine Verstärkung jenes Wulstes, den sie gegen die Leibeshöhle zu aufwerfen, zur Folge hat (Taf. XXI Fig. 1). Zwischen die Leberschläuche hinein aber bilden sich zahlreiche Gefäßbahnen, welche mit den beiden V. omphalo-mesentericae zusammenhängen. Eine Verbindung der Gefäßbahnen beider Seiten über die Mittellinie hinweg ist jedoch vorläufig nicht zu erkennen. Bemerkenswerth ist eine Vene, der wir auch in der Folge wieder begegnen werden, welche aus dem Mesoderm um den Magen herum ihr Blut bezieht und in den Sinus venosus einmündet.

Die Leberschläuche beginnen nun auch die beiden V. omphalo-mesentericae, so weit sie der Leberanlage dorsalwärts anliegen, zu umwachsen (Taf. XXI Fig. 1), so dass sie am Ende des 11. Tages fast ganz von Leberschläuchen umwachsen sind, wobei auch vorerst an der ventralen Seite der V. omphalo-mesentericae, dann um dieselben herum die Bildung neuer, mit den Hauptstämmen zusammenhängender Nebenbahnen erfolgt, wobei es stellenweise den Eindruck macht, als würden die gegen das Lumen der V. omphalo-mesentericae vorwachsenden Leberbalken Theile dieser Gefäße gewissermaßen abkammern. Auch an die Innenseite des proximalen Abschnittes der immer mächtiger werdenden rechten V. umbilicalis (Taf. XXI Fig. 1 *V.u.d*) legen sich wuchernde Leberbalken an.

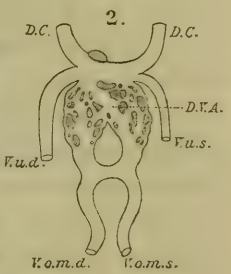
Inzwischen beginnt sich (bei dem Embryo der Fig. 1 ist dieses bereits der Fall) caudalwärts von der dorsalen Pankreasanlage (die ventrale ist eben erst in der Entstehung begriffen) dorsal vom Darm eine Anastomose zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae auszubilden, die sich rasch erweitert, so dass die V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales etwa Verhältnisse darbieten, wie sie nebenstehendes Schema 1[1] darstellt. Während sich aber die Ausweitung dieser Anastomose vollzieht, bildet sich innerhalb der Leber eine neue Gefäßbahn aus, die späterhin immer mehr an Bedeutung gewinnt.



Während nämlich die früher erwähnte Magenvene ursprünglich in den Sinus venosus einmündet, rückt ihre Mündung nun caudalwärts vor und gelangt so in das Gebiet jener Ausbuchtung des

[1] Die Buchstabenbezeichnung der in den Text gedruckten Figuren ist dieselbe wie die der Figuren auf den Tafeln.

Sinus venosus, welche als gemeinschaftlicher Stamm der V. omphalo-mesenterica und V. umbilicalis dextra aufzufassen ist. Von der Mündung dieser Vene ausgehend, lässt sich nun eine Venenbahn caudalwärts und nach links hinüber verfolgen, welche, nachdem sie den Lebergang an seiner cranialen Seite gekreuzt hat, in die V. omphalo-mesenterica sinistra mündet und somit eine schief verlaufende Verbindung zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae herstellt. Diese Verbindung liegt in der Mitte ihres Verlaufes, so wie dies an der Fig. 2 Taf. XXI zu erkennen ist, an der Haftlinie des ventralen Magengekröses an der Leber in den dorsalen Theil dieses Organs eingelagert und nimmt kaum gebildet rasch an Mächtigkeit zu. Natürlich hängt die Vene, die nichts Anderes ist als das beim Menschen als Ductus venosus Aranzii bekannte Gefäß mit dem Netze, welches die Venen der Leber bilden, allenthalben zusammen. Die oben erwähnte Magenvene ist aber nun zu einem Aste des Ductus venosus Aranzii geworden und ergießt ihr Blut in sein proximales Ende. Zugleich sei hier bemerkt, dass aus dem Hohlvenengekröse (vgl. weiter unten) eine kleine Vene hervorkommt, die ebenfalls in das proximale Ende des Ductus venosus Aranzii einmündet, in späteren Stadien jedoch nicht wieder aufgefunden werden konnte. Nebenstehendes Schema 2 soll ein Bild der Verhältnisse der V. omphalo-mesentericae in diesem Stadium der Entwicklung geben.



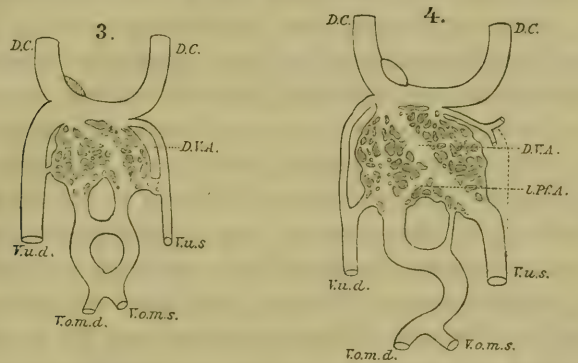
Da die Neubildung von Leberbalken und mit ihr die Entstehung neuer Gefäßbahnen unaufhaltsam fortschreitet, erfahren die Stämme der V. omphalo-mesentericae innerhalb der Leber eine fortwährende Kaliberreduktion, die sich besonders linkerseits immer mehr bemerkbar macht (Fig. 2 Taf. XXI), so zwar, dass am Schlusse des 11. Tages das Verfolgen der V. omphalo-mesenterica sinistra durch die Leber hindurch kaum mehr möglich ist. Der Grund hierfür liegt vor Allem darin, dass der immer mächtiger werdende Ductus venosus Aranzii das Blut aus dem distalen Abschnitt der V. omphalo-mesenterica sinistra aufnimmt. Nur in der Nähe des Sinus venosus bleibt das proximale Stück dieser Vene noch deutlich erkennbar. Aber auch die V. umbilicalis sinistra wird besonders in der der Leber anliegenden Partie der Leibeswand immer enger, während die Hauptmasse des Blutes aus der Placenta durch die kolossal erweiterte V. umbilicalis dextra dem Herzen zuströmt.

Am Beginne des 12. Tages vollziehen sich nun weitere Umbildungen, die zunächst den distal von der dorsalen Pankreasanlage gelegenen Theil der beiden V. omphalo-mesentericae betreffen. In dieser Verlaufsstrecke haben sich nämlich die beiden Venen gegen das Ende des 11. Tages immer mehr an die ventrale Seite des Darmkanales gelagert und sich einander so weit genähert, dass das zwischen ihnen befindliche mesodermale Gewebe zu einer äußerst dünnen Scheidewand umgewandelt erscheint. Diese Scheidewand wird nun zu Beginn des 12. Tages (Embryonen von 11 Tagen und 2 Stunden), wie es scheint durch das von beiden Seiten her andrängende Blut, zum Schwinden gebracht und so eine Verbindung der beiden V. omphalo-mesentericae auch ventral vom Darm hergestellt, so dass dieser nun, da die neuentstandene Verbindung nicht viel weiter caudalwärts sich befindet wie die dorsale früher entstandene, wie dies die Fig. 3 (Taf. XXI) aufs deutlichste zeigt, an dieser Stelle in einem fast rein quer auf die Darmachse gelegenen Venenring steckt. Eben so deutlich ist das Verhältnis des Venenringes der beiden V. omphalo-mesentericae zum Darmkanal aus der Frontalkonstruktion Taf. XXII Fig. 16 der betreffenden Abschnitte des Venensystems eines Embryo von 11 Tagen und 2 Stunden ersichtlich.

Die ventrale Pankreasanlage, die jetzt schon deutlich als eine kleine an der rechten Seite der Abgangsstelle des Leberganges diesem und dem benachbarten Darmabschnitt aufsitzende Darmverdickung zu erkennen ist, liegt kopfwärts von dem ventralen Theile des Venenringes. Somit besteht die von Enders [15] ganz willkürlich angenommene Beziehung zwischen Pankreasanlage und Venenring nicht. Enders hat nämlich angenommen, dass die ursprünglich, wie er sich vorstellt, einheitliche Pankreasanlage durch den Venenring der V. omphalo-mesentericae gewissermaßen in zwei Theilstücke aus einander geschnitten wird, welche Theilstücke dann den Eindruck der Selbständigkeit machen würden. Nun ist es allerdings nicht schwer, derartige Annahmen zu machen, doch sollte wenigstens auch der Versuch gemacht werden nachzusehen, ob die Thatsachen eine solche Annahme rechtfertigen, was, wie oben gezeigt wurde, nicht der Fall ist. Aber Enders geht noch weiter und nimmt auch für die Amphibien genau dieselben Verhältnisse der V. omphalo-mesentericae, wie sie bei den Amnioten in bestimmten Entwicklungsstadien gefunden wurden, an, obwohl nie etwas einem Venenring der Amnioten Ähnliches bei diesen Thieren beschrieben wurde, nur um einen Einfluss der V. omphalo-mesentericae auf die hier dreifache Pankreas-

anlage. die aber nach ENDERS ursprünglich auch einfach sein und nur durch den Venenring und seine Zu- und Abflüsse in drei Anlagen zertheilt werden soll, konstruiren zu können.

Zugleich mit dem Auftreten des Venenringes um den Darm herum bahnen sich auch am Venensystem der Leber wichtige Veränderungen an. Der zwischen Venenring und Leber befindliche Abschnitt der V. omphalo-mesenterica sinistra nimmt an Kaliber ab, während der gleiche Abschnitt der dextra in gleichem Maße an Kaliber zunimmt, dabei macht die Zerklüftung der Stämme der V. omphalo-mesentericae innerhalb der Leber und die Ausbreitung des Lebervenennetzes weitere Fortschritte. Am bedeutungsvollsten werden aber Verbindungen, welche sich zwischen dem Netze der Lebervenen



in dem der Bauchwand zunächst gelegenen Theile des caudalen Abschnittes der Leber und den in der Bauchwand selbst verlaufenden V. umbilicales entwickeln. Diese Verbindungen sind links schon bei ihrem Auftreten gewöhnlich mächtiger entwickelt als rechts. Bei dem Embryo, von welchem die Frontalkonstruktion (Fig. 16 Taf. XXII) herrührt, fehlte eine Verbindung der rechten V. umbilicalis mit dem Lebervenennetze noch. Die Verbindung der linken V. umbilicalis, welche schon ziemlich mächtig ist. wurde in der Fig. 16 nur in ihrem Anfangsstücke dargestellt. Später ist jedoch auch rechterseits eine solche Verbindung regelmäßig vorhanden, wie dies obenstehendes Schema 3 zeigt. Nun erfolgt die Bildung eines unpaaren Stammes der V. omphalo-mesentericae dadurch, dass der rechte Schenkel des Venenringes, der unmittelbar nach Bildung desselben schon schwächer zu werden beginnt, vollkommen schwindet, während der zwischen Leber und Venenring gelegene Abschnitt der V. omphalo-mesenterica sinistra immer schwächer wird (vergleiche obenstehendes Schema 4),

um schließlich ebenfalls gänzlich zu Grunde zu gehen. Unterdessen haben sich die Verbindungen zwischen den beiden V. umbilicales und dem Lebervenennetze bedeutend erweitert, und es ist besonders linkerseits zu einer mächtigen Verbindung zwischen V. umbilicalis sinistra und V. omphalo-mesenterica gerade an der Stelle gekommen, an der das letztere Gefäß, welches in seinem weiteren Verlauf zerklüftet erscheint und daher nicht weiter mehr durch die Leber hindurch verfolgt werden kann, sich in den Ductus venosus Aranzii fortsetzt. Da sich nun diese Verbindung immer mehr ausweitet, wird der Ductus venosus Aranzii, der früher nur eine Anastomose zwischen V. omphalo-mesenterica sinistra und dem gemeinsamen Mündungsstücke der V. umbilicalis und V. omphalo-mesenterica dextra darstellte, zur direkten Fortsetzung der V. umbilicalis sinistra. Indem somit dieses Gefäß eine neue Abflussbahn gewinnt, bildet sich sein proximaler Leibeswandabschnitt, der ohnehin in früheren Stadien schon sehr schwach war (vgl. oben), zurück und nur sein Endstück, welches von Leberschläuchen umwachsen wurde, bleibt erhalten und wird, wie auch Born (6) angiebt, zu einer V. hepatica revehens. Zugleich nimmt der übrig gebliebene Theil der V. umbilicalis sinistra rapid an Umfang zu, was damit im Zusammenhang zu stehen scheint, dass ihre neugewonnene, durch die Leber hindurch ziehende Abflussbahn, der Ductus venosus Aranzii, günstigere Abflussbedingungen für das Blut der Placenta zu bieten scheint, als die in der Leibeswand verlaufenden, unter dem Drucke der mächtig an Volumen zunehmenden Leber stehenden proximalen Abschnitte der V. umbilicales.

Der neugebildete Leberabschnitt der V. umbilicalis tritt aber nicht nur in Verbindung mit dem Ductus venosus Aranzii, der, wie oben erwähnt, seine Fortsetzung bildet, sondern auch innerhalb der Leber kopfwärts vom Lebergange mit der V. omphalo-mesenterica dextra, welche zwar auch schon stark zerklüftet ist, aber doch noch wenigstens bei Embryonen, deren Gefäße stark erweitert und blutgefüllt waren, durch die ganze Leber hindurch verfolgt werden konnte (Fig. 4 *V.o.m.d*). Diese Verbindung (Fig. 5 Taf. XXI und Schema 4 *l.Pf.A*), welche dem linken Pfortaderaste des erwachsenen Thieres entspricht und um Ziemliches später entsteht als der Ductus venosus Aranzii und von dem Leberabschnitte der V. umbilicalis sinistra, der allerdings gerade an dieser Stelle aus einem kurzen Stücke der V. omphalo-mesenterica sinistra hervorgegangen sein dürfte, ausgeht, erweitert sich nun eben so rasch wie der Ductus venosus Aranzii (Schema 4). Auch die rechte V. umbilicalis tritt in ähnlicher Weise wie die linke, mit dem

gleichen Gefäße ihrer Seite, in direkte Verbindung mit dem distalen Leberabschnitte der V. omphalo-mesenterica dextra dort, wo diese mit der V. umbilicalis sinistra in Verbindung steht (Fig. 5 *L.V.u.d*). Nur ist diese Gefäßstrecke, also der Leberabschnitt der V. umbilicalis dextra, wie wir sie nennen könnten, viel weniger mächtig als der Leberabschnitt der V. umbilicalis sinistra, führt aber, nachdem er eine gewisse Mächtigkeit erlangt hat, rücksichtlich des proximalen Abschnittes der V. umbilicalis dextra zu demselben Endresultate, indem nämlich diese Gefäßstrecke wie auf der linken Seite zu Grunde geht und sich nur ihr von Leberschläuchen umwachsenes Ende in eine V. hepatica revehens umwandelt. Da, wo die V. umbilicalis dextra nun an die Leber herantritt, hat sie dieselbe Lage wie die V. umbilicalis der linken Seite, wie dies aus der Fig. 6 (Taf. XXI) hervorgeht, sie liegt nämlich an der rechten Seite der Gallenblasenanlage (*G.B*). Gegen das Ende des 12. Tages wird jedoch diese Verbindung der rechten V. umbilicalis mit der V. omphalo-mesenterica immer schwächer und schwindet endlich völlig.

Caudalwärts von der Leber verlaufen in dem Stadium der Fig. 6 (Taf. XXI) die beiden Umbilicalvenen zu beiden Seiten des Nabels in der Leibeswand und vereinigen sich caudalwärts vom Nabel zu einem von der Placenta herkommenden gemeinsamen Stamme. Nach dem Schwunde des Leberabschnittes der rechten Umbilicalvene, der, möglicherweise abgesehen von der Konkurrenz der linken V. umbilicalis, oder aber auch unterstützt durch dieselbe, mit der Abschnürung der Leber von der vorderen Bauchwand zusammenhängen dürfte, findet sich eine Verbindung zwischen dem Reste des Bauchwandabschnittes der V. umbilicalis dextra und der mächtigen V. umbilicalis sinistra unmittelbar kopfwärts vom Nabel, und der Rest der rechten V. umbilicalis spielt nun die Rolle einer Vene, welche Blut aus dem rechten Abschnitte der ventralen Bauchwand in der Nachbarschaft des Nabels abführt und kopfwärts vom Nabel der V. umbilicalis sinistra zuführt. Dieser Wechsel in den Beziehungen der beiden V. umbilicales zu einander setzt nothwendigerweise ein kurz dauerndes Übergangsstadium zu Ende des 12. Tages voraus, in welchem außer der Verbindung der beiden Umbilicalvenen caudal vom Nabel eine solche auch noch kopfwärts vom Nabel vorhanden ist, so dass also eine Art Venenring um den Nabel herum besteht. Indem die caudale Verbindung zwischen den beiden Umbilicalvenen schwindet, stellt sich hierauf das oben geschilderte Verhalten her.

Indem die V. umbilicalis dextra ihre Beziehung zur Leber auf-

zugeben beginnt, erfolgt auch innerhalb der Leber der endgültige Zerfall des Leberabschnittes der V. omphalo-mesenterica dextra. Außerdem vollziehen sich aber auch an den aus der Leber hervortretenden Venen, dem Ductus venosus Aranzii und den gemeinschaftlichen Stämmen für die V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales der beiden Seiten Veränderungen, welche endlich dazu führen, dass sämmtliche aus der Leber hervortretende Venenbahnen in einen gemeinschaftlichen Venenstamm (vgl. Schema 5) einmünden. Dieser Stamm, welcher später die Fortsetzung der V. cava posterior bildet und dann als proximaler Abschnitt dieses Gefäßes bezeichnet werden kann, soll nun, so lange eine V. cava posterior nicht gebildet ist, als V. hepatica communis bezeichnet werden.

Die Vorgänge, welche zur Bildung dieser V. hepatica communis führen, zu verfolgen, ist, wie Born (6) schon angedeutet hat, nicht ganz einfach und möchte ich zur Klarstellung der Verhältnisse, indem ich auf jüngere Entwicklungsstadien zurückgreife, auch die Angaben und Abbildungen Born's verwerthen.

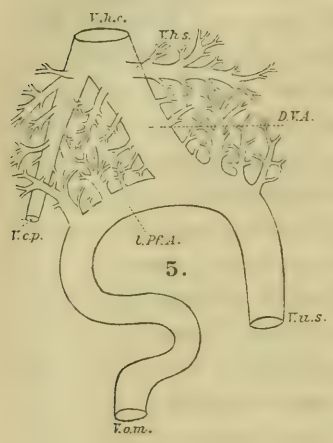
Da der Sinus venosus ursprünglich einer selbständigen Wand gegen die Leber hin entbehrt, ist es natürlich, dass kleinere Lebervenen zwischen den Leberbalken hindurch in den Sinus venosus einmünden. Der Ductus venosus Aranzii mündet, wie dies auch Born (6) (pag. 316) angiebt, sobald er gebildet ist, in jene Ausbuchtung des Sinus venosus, welche der Mündungsstrecke des ganz kurz gewordenen gemeinschaftlichen Stammes der V. omphalo-mesenterica und V. umbilicalis dextra entspricht (Born l. c. Taf. XX Fig. 18). Er besitzt also genau genommen keine eigene Mündung in den Sinus venosus, wie man bei oberflächlicher Betrachtung der Born'schen Figuren und Modelle denken könnte. Eine der drei in Born's Fig. 17 und 18 als V. hepaticae bezeichneten Venen wäre dabei als Stamm der V. omphalo-mesenterica dextra zu bezeichnen, während die anderen beiden durch Leberbalken vom Stamme abgespaltene Äste, oder neu entstandene Nebenbahnen darstellen dürften. Denn in den Stadien der Entwicklung, in welchen der Ductus venosus Aranzii, wenn auch eben erst gebildet, schon von ziemlich ansehnlicher Weite ist, finde ich an vier untersuchten Embryonen immer noch einen weiteren Gefäßstamm, der durch die Leber hindurch als Fortsetzung der V. omphalo-mesenterica dextra zu verfolgen ist, neben dem aber noch andere V. hepaticae revehentes mit der V. umbilicalis zusammenmünden. Nun schnürt sich der Sinus venosus von der Oberfläche der Leber und dem ventralen Theile des Diaphragmas

ab, und dies führt, wie Born (6) richtig bemerkt, dazu, dass das gemeinsame Mündungsstück der V. umbilicalis und V. omphalo-mesenterica dextra, sowie des Ductus venosus Aranzii länger wird. Zugleich schwinden aber auch alle jene Mündungen kleinerer Lebervenen, welche, wenn auch nur vereinzelt, früher vorhanden waren. Da die Abschnürung des Sinus venosus besonders von der linken Seite her rascher Fortschritte macht, hier aber eine Verbindung zwischen Lebervenennetz und Sinus venosus durch die Mündung des gemeinsamen Stammes der V. umbilicalis und omphalo-mesenterica sinistra besteht, erfährt die Mündung dieses Gefäßstammes eine Verschiebung nach rechts hin und rückt so der Mündung der späteren V. hepatica communis ziemlich nahe. Born sagt nun, dass sich diese Verschiebung noch weiter fortsetze, bis die Mündung des Gefäßes der linken Seite, welches schon recht schwach ist, in die Mündung des Gefäßes der rechten Seite hineingeschoben werde. Ich kann dieser Angabe Born's nicht beistimmen. Ich finde nämlich an den von mir untersuchten Embryonen aus den kritischen Stadien, dass zwar die Mündungen der Gefäße der beiden Seiten in den Sinus venosus einander sehr nahe gerückt sind (vgl. auch Fig. 18 von Born), dass aber zwischen ihren Mündungen stets eine kurze Strecke selbständiger Sinuswand gelegen ist. Unmittelbar distal von dieser Wandstrecke sehe ich zwischen den Leberbalken eine Kommunikation zwischen linkem Gefäß und der Mündung des Ductus venosus Aranzii bestehen. An Embryonen, bei denen die Mündung des gemeinsamen Stammes der V. umbilicalis und V. omphalo-mesenterica sinistra nicht mehr vorhanden ist oder (wie in einem Fall) nur mehr als ganz dünnes Gefäß erhalten ist, wird das Blut des betreffenden Leberabschnittes durch die nun erweiterte Kommunikation in die nunmehr allein noch bestehende V. hepatica communis befördert. Bei der Genauigkeit und Sorgfalt der Angaben Born's habe ich begreiflicherweise gerade auf die Klärung dieser Frage besondere Mühe verwendet, konnte aber nur zu den oben angeführten, von Born's Resultaten abweichenden Ergebnissen kommen.

Die in früheren Stadien vorhandene Magenvene ist auch gegen das Ende des 12. Tages noch immer deutlich nachzuweisen und mündet nahe seiner Mündung in den Ductus venosus Aranzii, dagegen fehlt jene aus dem Hohlvenengekröse herkommende Vene (pag. 547) spurlos.

Der nun einheitliche Stamm der V. omphalo-mesenterica beschreibt in diesen Stadien eine Spiraltour um den Darm. Er liegt

zuerst vor, dann an der linken Seite des Darmes und geht hierauf in das dorsale Darmgekröse über, wobei er die zwar schwache, aber doch schon deutlich erkennbare V. mesenterica aufnimmt. Hier liegt er dorsal vom Darm, wendet sich aber, nachdem er an der caudalen Seite des dorsalen Pankreas vorbeigezogen ist, rasch an die rechte Seite des Darmes und kommt hier zwischen die beiden Pankreasanlagen zu liegen, von denen die ventrale seiner ventralen Wand angelagert erscheint, während die dorsale zwar auch seiner dorsalen Wand entlang wächst, jedoch mit einem ziemlich bedeutenden Fortsatze bereits in das dorsale Magengekröse hineinragt. Rechts vom Darm tritt die V. omphalo-mesenterica an die Leber heran und verhält sich in ihrem weiteren Verlaufe zu diesem Organ ungefähr so, wie es nebenstehendes Schema (5) zeigt.

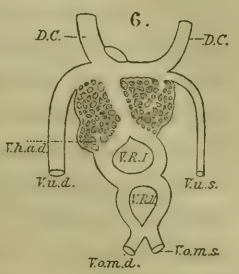


Es erscheint mir nun zweckmäßig, hier mit der Schilderung der Verhältnisse, wie sie sich beim Kaninchen während der Entwicklung ergeben, abzubrechen und gleich das anzuschließen, was ich über die Umwandlung der V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales der Katze und des Menschen gesehen habe, und hierauf die über diesen Gegenstand in der Litteratur niedergelegten Angaben zu besprechen, um dann die Entwicklung anderer Theile des Venensystems in einem neuen Abschnitte zu behandeln[1].

[1] Über die Entwicklung des Venensystems der Leber des Kaninchens hat Lokwood (45, 46) Angaben gemacht, die jedoch als ganz fragmentarisch bezeichnet werden müssen und den Leser nicht in Stand setzen, die Entwicklung der Verhältnisse bei diesem Thiere zu verstehen. Die Figuren 4 und 5 seiner ersten Abhandlung (45) zeigen in sehr schematischer Weise zwei Entwicklungsstadien des Venensystems der Leber. Die zwischen diese beiden Stadien eingeschobenen Glieder der Entwicklungsreihe hat jedoch Lokwood nicht gekannt, auch ist ihm das Stadium des Ringes der V. omphalo-mesentericae um den Darm herum entgangen, ein Stadium, welches unbedingt gekannt sein muss, wenn die Umwandlungen im Gebiete der V. omphalo-mesentericae verstanden werden sollen. Dass Lokwood diese Umwandlungen in Folge dessen nicht erkannt hat, erhellt aus seiner Fig. 5. Diese Figur ist aber auch noch in so fern fehlerhaft, als an derselben die Verbindung zwischen der V. omphalo-mesenterica (dextra) und der V. umbilicalis (sinistra), der linke Pfortaderast des erwachsenen Individuums, nicht eingezeichnet ist, eine Verbindung, welche,

Von Katzen-Embryonen, welche über die bei Kaninchen-Embryonen soeben geschilderten Veränderungen im Gebiete der V. omphalo-mesentericae und V. umbilicales Aufschlüsse zu geben vermochten, erhielt ich drei brauchbare Stadien, deren Verhältnisse ich im Nachfolgenden schildern und zu erklären versuchen will.

Das jüngste Stadium (vgl. nebenstehendes Schema 6) zeigte folgende Verhältnisse. Die beiden V. omphalo-mesentericae vereinigen sich, wenn man sie vom Nabel an verfolgt, ventral vom Darm, um sofort wieder von einander zu weichen und den Darm zwischen sich zu fassen. An seiner Dorsalseite aber verbinden sie sich caudalwärts von der dorsalen Pankreasanlage durch eine quere Anastomose mit einander. Es handelt sich somit in dem Vorliegenden um ein Entwicklungsstadium, in welchem der auch beim Kaninchen (Fig. 3 Taf. XXI) gefundene Venenring um den Darm eben erst entwickelt ist. Von diesem Venenring an verlaufen die beiden Venen eine kurze Strecke weit cranialwärts zu beiden Seiten des Darmes, um sich, nachdem sie den Lebergang, der zwischen ihnen aus dem Darm hervorkommt, passirt haben, zu einem gemeinschaftlichen Stamm, der seiner Lage und seinem Verlaufe nach als Ductus venosus Aranzii bezeichnet werden muss, zu vereinigen. Diese Vereinigung erfolgt genau kopfwärts vom Lebergange, auf dem der Ductus venosus Aranzii mit seinen beiden Wurzelästen gewissermaßen reitet. Von der rechten V. omphalo-mesenter. geht jedoch nahe der Vereinigungsstelle mit der linken eine stärkere Vene ab, welche, in den rechten Leberabschnitt eindringend, sich rasch in dessen Venennetz auflöst Schema 6 *V.h.a.d*). Im Inneren der Leber ist nur ein mächtiger Venenstamm, mit dem das Venennetz der Leber allenthalben zusammenhängt, zu erkennen; es ist der Ductus venosus Aranzii. Dieser verläuft, in die Lebersubstanz eingebettet, entlang der Ansatzlinie des ventralen Magengekröses und mündet mittels eines mit der V. umbilicalis dextra gemeinsamen Endstückes in den Sinus venosus, nachdem er, sowie der der Leber anliegende proximale Abschnitt der V. umbilicalis dextra, zahlreiche dünne Lebervenenzweige aufgenommen hat. Linkerseits mündet außer der V. umbilicalis an der Einmündungs-



wie wir gesehen haben, schon lange bevor eine hintere Hohlvene entwickelt ist, deutlich nachgewiesen werden kann.

stelle dieses Gefäßes eine Vene in die dorsale Wand des Sinus venosus, welche als proximale Endstrecke der V. omphalo-mesenterica sinistra angesehen werden kann.

Vergleichen wir den geschilderten Befund mit ähnlichen Befunden beim Kaninchen, so ergiebt sich, dass bei der Katze die beiden V. omphalo-mesentericae schon frühzeitig innerhalb der Leber in ein Venennetz zerfallen sind, während beim Kaninchen rechterseits noch längere Zeit hindurch (vgl. Fig. 4 Taf. XXI und Schema 3) eine stärkere Venenbahn deutlich als Fortsetzung der V. omphalo-mesenterica dextra erhalten ist. Dagegen ist die Verbindung der V. omphalo-mesenterica dextra mit dem Ductus venosus Aranzii, die in den geschilderten Stadien als direkte Fortsetzung des ersteren Gefäßes imponirt, schon sehr mächtig geworden, während die eigentliche Fortsetzung der V. omphalo-mesenterica dextra in die Leber hinein (*V.h.a.d*) zu einer V. hepatica advehens umgewandelt erscheint, die nur mehr den Eindruck eines Astes der V. omphalo-mesenterica dextra macht. Die V. omphalo-mesenterica sinistra scheint sich wie beim Kaninchen (vgl. Schema 3) direkt in den Ductus venosus Aranzii fortzusetzen, während ihre eigentliche Fortsetzung in ein Venennetz aufgelöst erscheint, aus welchem der Rest ihres proximalen Abschnittes zum Theil das Blut gegen den Sinus venosus hin ableitet.

Bei einem zweiten nur um Weniges weiter entwickelten, aus demselben Uterus wie der erste herstammenden Embryo, war der caudale Venenring um den Darm herum dadurch unterbrochen, dass das der rechten V. omphalo-mesenterica angehörige Stück desselben geschwunden war. Das Verhältnis kopfwärts von der den Venenring abschließenden Anastomose zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae war jedoch dasselbe geblieben, das heißt die beiden V. omphalo-mesentericae vereinigten sich so wie in dem früheren Stadium zum Ductus venosus Aranzii und schlossen so einen zweiten venösen Ring ab, den ich im Gegensatze zum ersten als cranialen bezeichnen will. Dagegen hat sich das Verhältnis der V. umbilicalis sinistra geändert. Diese Vene ist nämlich durch einen ziemlich bedeutenden Ast mit dem Ductus Aranzii unmittelbar cranialwärts von jener Stelle, an welcher er durch den Zusammenfluss der beiden V. omphalo-mesentericae entstanden ist, in Verbindung getreten. So kann ein Theil des Blutes der V. umbilicalis sinistra in den Ductus venosus Aranzii abfließen, während das proximale Ende dieser Vene sich in die Lebersubstanz einbettet und aus derselben einige Zweige

aufnimmt, von denen einer, der ihrer Mündung zunächst gelegen ist, vielleicht als Rest der V. omphalo-mesenterica sinistra angesehen werden kann.

Aber auch die V. umbilicalis dextra, die noch stärker ist als die sinistra, steht mit der V. omphalo-mesenterica dextra dort, wo diese ihren Ast (ursprünglich ihre Fortsetzung) gegen den rechten Leberabschnitt hin abgiebt, in Verbindung. Es stimmen somit in diesem Stadium die Verhältnisse der V. umbilicales, rücksichtlich ihrer Beziehung zu Ductus venosus Aranzii und V. omphalo-mesenterica dextra, mit den Verhältnissen derselben Venen beim Kaninchen in Stadien (vgl. Schema 4), wo die V. umbilicales ihre ursprüngliche Abflussbahn gegen den Sinus venosus aufzugeben im Begriffe stehen, ziemlich gut überein. Das nächste von mir untersuchte Stadium unterscheidet sich von dem eben beschriebenen in so fern, als der Leibeswandabschnitt der V. umbilicalis sinistra im Gebiete der Leber unterbrochen ist und sich der caudal von der Leber befindliche Theil dieses Gefäßes stark erweitert hat. Außerdem ist aber auch der in den cranialen Venenring einbezogene Abschnitt der V. omphalo-mesenterica sinistra bis auf ein kleines Restchen an der Seite des Lebergangs geschwunden und so auch der craniale Venenring nicht mehr vorhanden. Die beiden V. umbilicales, die dieselben Beziehungen wie in dem früher beschriebenen Stadium aufweisen, vereinigen sich caudal vom Leibesnabel zu einem unpaaren Stamme. Dieses Verhältnis der beiden V. umbilicales ändert sich aber in der Folge in ähnlicher Weise wie beim Kaninchen. Es kommt zur Neubildung einer Verbindung zwischen den beiden Venen cranialwärts vom Nabel, worauf die Wurzel der rechten Vene ihre Verbindung mit dem Umbilicalvenenstamm caudalwärts vom Nabel aufgiebt und sich dieser nun ausschließlich in die linke Umbilicalvene fortsetzt. Der zur Seite des Nabels befindliche Abschnitt der rechten V. umbilicalis aber wird zu einer einfachen Bauchdeckenvene, die ihr Blut cranialwärts vom Nabel in die V. umbilicalis sinistra ergießt. Diese Veränderungen erfolgen aber, wenn wir die übrige Entwicklung des Körpers berücksichtigen, bei der Katze viel später als beim Kaninchen, auch erhält sich bei der Katze die Verbindung der V. umbilicalis dextra mit der Leber relativ längere Zeit.

Über die Entwicklung des Lebervenensystems beim Menschen sind meine eigenen Erfahrungen sehr geringe, und möchte ich daher, bevor ich das wenige, was ich berichten kann, mittheile, die Befunde

von His besprechen. His war der Erste (27), welcher das Verhalten der V. omphalo-mesentericae in frühen Entwicklungsstadien und das Vorkommen von Verbindungen zwischen den beiden Venen, welche zur Bildung von zwei Venenringen um den Darm herum führen, sowie die Art und Weise, wie sich aus diesen Venenringen der unpaare Stamm der V. omphalo-mesenterica entwickelt, für den Menschen richtig beschrieben hat. His beschreibt für seinen Embryo *Bl* (l. c. pag. 200—202) zwei Venenringe, welche im Wesentlichen mit den von mir bei der Katze beschriebenen (vgl. Schema 6) übereinstimmen. Es würde demnach zwischen den Verhältnissen beim Menschen und beim Kaninchen derselbe Unterschied bestehen, wie zwischen denen bei Katze und Kaninchen, nämlich der, dass dort beide Venenringe gleichzeitig bestehen, während beim Kaninchen die Verbindung zwischen den beiden V. omphalo-mesentericae (resp. zwischen V. omphalo-mesenterica dextra und Leberabschnitt der V. umbilicalis sinistra, der aber an der Verbindungsstelle gerade aus einem kurzen Abschnitte der V. omphalo-mesenterica sinistra hervorgegangen sein dürfte), welche den cranialen Ring abschließt, erst zur Ausbildung kommt, wenn der caudale Venenring bereits zerstört ist (vgl. Schema 4). Auch ist beim Kaninchen zu dieser Zeit schon der aus der V. omphalo-mesenterica sinistra hervorgegangene Theil des cranialen Venenringes sehr schwach geworden und dem Verschwinden nahe.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Verhältnissen beim Menschen und denen bei den beiden untersuchten Thierformen scheint mir darin zu bestehen, dass sowohl bei der Katze wie beim Kaninchen der Ductus venosus Aranzii schon besteht, bevor die V. umbilicalis sinistra mit der V. omphalo-mesenterica sinistra in direkte Verbindung tritt, während beim Menschen nach His (vgl. l. c. Fig. 134, 135, 136) diese Vene erst dann deutlich entwickelt sein soll, wenn die V. umbilicalis sinistra mit dem aus der V. omphalo-mesenterica sinistra hervorgegangenen Theile des cranialen Venenringes in Verbindung getreten ist. Allerdings giebt His (l. c. pag. 206) auch an, dass schon bei Embryo *Bl*, bei welchem eine Verbindung zwischen der V. umbilicalis sinistra und dem cranialen Ringsinus noch nicht entwickelt war, eine V. Aranzii, wie His den Ductus venosus Aranzii nennt, andeutungsweise bestanden habe. Der Mangel einer direkten Abflussbahn für das Blut der V. omphalo-mesentericae durch die Leber hindurch, wäre in der That zu einer Zeit, in der, wie His ausdrücklich angiebt, die beiden V. omphalo-mesentericae innerhalb der Leber bereits in ein Kapillarnetz zerfallen sind, sehr auffallend. Möglicher-

weise wird sich daher auch für den Menschen, wenn eine größere Anzahl von Embryonen aus der kritischen Entwicklungszeit untersucht sein werden, herausstellen, dass der Ductus venosus Aranzii, wie bei der Katze und beim Kaninchen, schon entwickelt ist, bevor die V. umbilicalis sinistra mit dem cranialen Venenring in Verbindung getreten ist.

Das, was His (l. c.) über die V. umbilicales des Menschen und über die Umwandlungen in ihrem Gebiete angiebt, stimmt mit meinen an Katze und Kaninchen gewonnenen Befunden im Wesentlichen überein. Dass aber die rechte V. umbilicalis schon früh (l. c. pag. 205) etwas schwächer werde wie die linke, scheint mir doch nicht ganz zu stimmen, und es wäre noch zu untersuchen, ob, wie dies aus der Beschreibung von His hervorgeht, die Unterbrechung in der Strombahn beider V. umbilicales gleichzeitig erfolgt, oder in der linken zuerst und hierauf erst in der rechten, was ich nach dem bei der Katze und dem Kaninchen gesehenen für wahrscheinlicher halte. Auch Phisalix (56), welcher sich mit dem Gegenstande beschäftigt hat, giebt, so weit ich sehen konnte[1], nichts darüber und über die Kaliberverhältnisse der beiden Umbilicalvenen an. Die Entwicklung der V. hepaticae revehentes, wie sie His für den Menschen schildert, stimmen mit den von mir beim Kaninchen gefundenen Verhältnissen ziemlich gut überein[2]. Das Venensystem von *Pr* von His (l. c. Fig. 137, stimmt mit dem Venensystem eines Kaninchen-Embryo von der zweiten Hälfte des 12. Tages fast in allen Punkten überein. Die Abbildung des Lebervenensystems von Embryo *Rg* dagegen zeigt eine Abweichung, die entweder als eine noch nie beschriebene Varietät oder als eine fehlerhafte Darstellung (im Text ist die Sache nicht näher angegeben) aufgefasst werden muss. Die V. hepatica advehens für den rechten Leberlappen erscheint nämlich als ein Zweig des Leberabschnittes der V. umbilicalis sinistra.

---

[1] Die Arbeit von Phisalix war mir leider im Original nicht zugänglich.

[2] Ich möchte hier auf Fig. 130 und 131 (l. c.) von His aufmerksam machen. Diese beiden Figuren zeigen die V. hepatica revehens dextra unabhängig von dem proximalen Abschnitte der V. umbilicalis dextra in den Sinus venosus einmündend. Entweder handelt es sich hier um einen Fehler in der Zeichnung oder um eine Abweichung von der Norm. Auch scheint es mir unwahrscheinlich, dass in diesem Stadium schon, wo eine direkte Verbindung der V. umbilicalis sinistra mit der V. omphalo-mesenterica sinistra noch nicht besteht, die Strombahn des proximalen, im Lebergebiet der Leibeswand verlaufenden Abschnittes der Umbilicalvenen vollkommen unterbrochen sein sollte.

Der jüngste von mir mikrotomirte menschliche Embryo, den ich der Güte des Herrn Prof. Chrobak verdanke, kam lebend in dem, wegen Carcinom der Vaginalportion exstirpirten Uterus, in meine Hände und ist sein Konservirungszustand dem entsprechend ein ganz vorzüglicher, auch sind seine Gefäße sämmtlich strotzend mit Blut erfüllt, da der Nabelstrang erst durchtrennt wurde, nachdem der Embryo fixirt war. Im gehärteten Zustande betrug seine größte Länge 7 mm, seine Kopflänge 5,5 mm. Der Embryo ist etwas jünger als *Pr* von His und dem entsprechend zeigt sein Venensystem noch einen etwas niedereren Entwicklungszustand als dasjenige von *Pr*, jedoch nur in einem Punkte, nämlich rücksichtlich der V. hepatica revehens sinistra, denn dieses Gefäß mündet bei meinem Embryo noch direkt in den Sinus venosus, während der bleibende Zustand dadurch angebahnt erscheint, dass das Gefäß innerhalb der Leber durch eine kurze, noch nicht sehr weite Anastomose mit dem Ductus venosus Aranzii in Verbindung steht. Der Befund bei diesem Embryo beweist daher, dass die aus dem proximalen Ende der V. omphalo-mesenterica sinistra übrig gebliebene V. hepatica revehens ihre Mündung in den Sinus venosus dadurch verliert, dass sie mit dem Ductus venosus Aranzii sich in Verbindung setzt und dass hierauf ihr ursprüngliches Mündungsstück obliterirt, wie dies His angegeben hat, und dass nicht, wie Born (6) angenommen hat, eine Verschiebung der Mündung der V. omphalo-mesenterica sinistra bis zur Mündung der späteren V. hepatica communis stattfindet. Von dem proximalen Abschnitt der beiden V. umbilicales ist nicht die Spur mehr nachzuweisen. Besonders hervorheben möchte ich die Übereinstimmung der Lage des Ductus venosus Aranzii mit der des gleichen Gefäßes bei Katzen- und Kaninchen-Embryonen.

Ein zweiter mir von Dr. Peters geschenkter, durch Abortus erhaltener Embryo von 11 mm größter Länge, ebenfalls von ausgezeichnetem Erhaltungszustand, doch mit weniger prall gefüllten respektive ausgedehnten Gefäßen zeigt ähnliche Verhältnisse des Lebervenensystems, wie sie an der Fig. 137 des Embryo *Pr* von His (l. c.) ersichtlich sind, doch beginnt von der V. hepatica communis aus bereits die Bildung des selbständig entstehenden Abschnittes der hinteren Hohlvene. Die Nabelvene theilt sich auch bei diesem Embryo noch caudal vom Nabel in die rechte und linke Nabelvene, welche in der Bauchwand cranialwärts bis an die Leber heran weiter verlaufen, wie dies auch aus der Abbildung (Fig. 137) von His ersichtlich ist.

Von anderen Autoren möchte ich hier noch Fol (17) erwähnen, der das Venensystem eines menschlichen Embryo von 5,6 mm untersucht und beschrieben hat, doch stimmt seine Beschreibung weder mit dem, was ich an den Embryonen der Katze und des Kaninchens gesehen habe, noch mit dem, was His für menschliche Embryonen beschrieben hat. Auch war ich nicht in der Lage, mir aus den der Abhandlung beigegebenen Schnittbildern durch die Lebergegend und die angrenzenden Partien ein nur halbwegs klares Bild von den Venenverhältnissen bei diesem Embryo zu machen. Nur den einen Eindruck habe ich erlangt, nämlich den, dass die Lebergefäße von Fol's Embryo nicht genügend mit Blut erfüllt oder sonst ausgedehnt waren, um ein klares Bild über ihre Verhältnisse erlangen zu können.

Was endlich die Angaben Rathke's (61) über die Entwicklung des Lebervenensystems bei Säugern anbelangt, so haben dieselben durch His (l. c. pag. 210) bereits eine entsprechende Würdigung erfahren, so dass ich auf dieselben hier nicht wieder zurückzukommen brauche.

Fassen wir somit unsere Erfahrungen über die Entwicklung des Lebervenensystems bei Säugethieren zusammen, so ergiebt sich eine in den wesentlichen Punkten ziemlich bedeutende Übereinstimmung bei Kaninchen, Katze und Mensch. Die zu Tage tretenden Differenzen lassen sich wohl wahrscheinlich mit der Art und Weise, wie sich bei diesen Formen die Leber entwickelt und wächst, in Zusammenhang bringen. Jedenfalls steht zu erwarten, dass die Untersuchung der Entwicklung des Lebervenensystems anderer Säuger in den Hauptzügen ähnliche Resultate, in Details jedoch manche abweichende Befunde ergeben werden.

Die Übereinstimmung in der Art und Weise, wie sich aus den paarigen V. omphalo-mesentericae bei den Säugern die unpaare V. omphalo-mesenterica (später Stamm der Pfortader) bildet, verglichen mit den gleichen Vorgängen bei Reptilien und Vögeln, ist eben so in die Augen springend, wie die Ähnlichkeit in der Art und Weise, in welcher die V. umbilicales während der Entwicklung eine Umbildung erfahren. Bei allen bis jetzt untersuchten Vertretern der Amnioten geht die rechte V. umbilicalis zu Grunde, während die linke eine neue mechanisch günstiger gelagerte Abflussbahn durch die Leber hindurch gewinnt und mindestens bis zur Geburt persistirt.

Die V. cardinales posteriores und die Umwandlungen, welche sich im Gebiete dieser Venen vollziehen.

Die V. cardinales posteriores sind die Venen der von den Ductus Cuvieri caudalwärts befindlichen Rumpfabschnitte und der Urnieren. Sie erscheinen etwas später als die vorderen Cardinalvenen (Jugularvenen) und vereinigen sich mit diesen zu den beiden Ductus Cuvieri. Da die Ductus Cuvieri, dem Zuge des Herzens folgend, im Laufe der Entwicklung ihre Lage ändern, muss auch die Zusammenflussstelle der beiden Cardinalvenen während der Entwicklung caudalwärts wandern, eine Wanderung, die, wie später gezeigt werden soll, nicht ohne Einfluss auf die Mündungen jener Venen bleibt, welche caudalwärts von der Zusammenflussstelle ursprünglich in die hinteren Cardinalvenen einmünden. Die Lage der hinteren Cardinalvenen ist der bei Vögeln ähnlich, sie liegen, so weit ich gesehen habe, gewöhnlich dorsal von den Urnieren, jedenfalls aber immer dorsal vom Urnierengang, doch wird ihre topographische Beziehung zu den Urnieren bei verschiedenen Formen und in späteren Stadien der Entwicklung durch das Wachsthum der Urnieren selbst, beispielsweise beim Schaf, wo sie dadurch lateralwärts abgedrängt erscheinen, sowie streckenweise auch durch die Entwicklung und Wanderung der bleibenden Nieren beeinflusst. Verfolgt man die hinteren Cardinalvenen caudalwärts, so sieht man, dass sie die A. iliacae communes, die Wurzelstämme der A. ischiadica und A. umbilicalis, an ihrer Dorsalseite kreuzen. Rücksichtlich dieses topographischen Verhältnisses unterscheiden sie sich von den V. cardinales posteriores der Reptilien sowie der Vogelembryonen früher Stadien (30) wesentlich. Doch dürfte es kaum einem Zweifel unterliegen, dass die V. cardinales posteriores bei den Vorfahren der Säuger ebenfalls eine ventrale Lage zu dem gemeinschaftlichen Wurzelstamm von A. ischiadica und A. umbilicalis eingenommen haben dürften, wie bei Reptilienembryonen und Vogelembryonen in frühen Stadien, dass aber durch die stärkere Entwicklung der A. umbilicalis beeinflusst, die neue Lage dorsal von dem oben erwähnten Arterienstamme erworben wurde, in ähnlicher Weise wie dies noch während der Ontogenese beim Vogel (30, pag. 494) geschieht. Jedenfalls kommt bei den höheren Formen der Säuger die ursprünglich ventral gelagerte Bahn der V. cardinales posteriores gar nicht mehr zur Anlage, dagegen wäre es durchaus nicht unmöglich, dass sich bei Aplacentaliern in dieser

Richtung in frühen Stadien Befunde ergeben könnten, die an die Verhältnisse bei Reptilien erinnern würden.

Die V. cardinales posteriores beziehen ihr Blut aus den Rumpfwandungen, den entsprechenden Abschnitten des Medullarrohres, den Extremitäten, sobald solche entwickelt sind, und aus der Urniere. Die Venen der Rumpfwandung besitzen ursprünglich eine rein segmentale Anordnung, eine Anordnung, welche so lange erhalten bleibt, als keine Unterbrechungen und Verschiebungen im Verlaufe der hinteren Cardinalvenen Platz greifen. Eine ähnliche Anordnung ist an den aus der Urniere kommenden Venenzweigen nicht nachzuweisen. Die Zahl der in frühen Stadien in die hinteren Cardinalvenen einmündenden segmentalen Venen ist beim Kaninchen und so wohl auch bei den übrigen Säugethieren eine größere als in späteren Stadien, da durch die Verschiebung, welche die Ductus Cuvieri in Folge der Wanderung des Herzens und mit ihnen die Zusammenflussstellen der vorderen und hinteren Cardinalvenen erleiden, zunächst segmentale Venen der Cervicalregion mit ihrer Mündung von den hinteren auf die vorderen Cardinalvenen übergehen. Bei Kaninchen-Embryonen vom Ende des 11. Tages und vom Beginne des 12. Tages (Sagittalschnittserien) münden noch sechs segmentale Venen der Cervicalregion jederseits in die hintere Cardinalvene, während die erste der Cervicalregion und zwei der Hinterkopfgegend in die vordere Cardinalvene münden. Am Ende des 12. Tages münden nur mehr die drei letzten, zu Beginn des 13. Tages nur mehr die zwei letzten segmentalen Venen der Cervicalgegend in die hinteren Cardinalvenen. Die dritte, vierte und fünfte ergießen ihr Blut nach caudalwärts gerichtetem Verlaufe in den beiden Cardinalvenen gemeinschaftlichen Mündungsraum, der, nachdem ein früher zwischen den Mündungen der beiden Cardinalvenen vorhanden gewesener Sporn geschwunden war, entstanden ist. Noch etwas später geben auch die sechste und siebente segmentale Vene der Cervicalregion ihre Mündung in die hintere Cardinalvene auf. Auf die ziemlich komplicirte Art und Weise, wie die schon ursprünglich in die vordere Cardinalvene mündenden segmentalen Venen und wie die dann durch die caudalwärts erfolgende Verschiebung der Ductus Cuvieri in späteren Stadien noch hinzukommenden segmentalen Venen sich weiter verhalten, wie sie unter einander in Verbindung treten und neue Mündungsverhältnisse gewinnen, will ich hier nicht näher eingehen. Eine Folgeerscheinung der Verschiebung, welche die Ductus Cuvieri erleiden, ist aber auch die Verschiebung der Mün-

dung der V. subclavia von der hinteren auf die vordere Cardinalvene, den ich anderwärts (31, pag. 26) bereits geschildert habe.

Die Wurzeln der hinteren Cardinalvenen sind die beiden Schwanzvenen, die jedoch, sobald die V. ischiadicae, die Hauptvenen der hinteren Gliedmaßen (31, pag. 27), an Mächtigkeit gewinnen, immer mehr als solche zurücktreten. Den hinteren Cardinalvenen wird nämlich, sobald die Extremität einen etwas höheren Grad der Entwicklung erlangt hat, durch die mächtigen V. ischiadicae eine große Menge Blutes zugeführt, so dass diese nun die Wurzeln der hinteren Cardinalvenen zu bilden scheinen.

Am Ende des 12. Tages nun beginnt bei Kaninchen-Embryonen die Bildung einer neuen Gefäßbahn, die schließlich eine Verbindung zwischen den hinteren Cardinalvenen in der Gegend des 10. bis 11. Thorakalsegmentes und dem proximalen Ende der V. hepatica communis, welches, wie gezeigt wurde, aus dem gemeinschaftlichen Endstücke der V. umbilicalis und V. omphalo-mesenterica dextra entstanden ist, herbeiführt. Unerlässliche Vorbedingung für die Entwicklung einer solchen Gefäßbahn nun ist das Vorhandensein resp. die Entwicklung einer Verbindung zwischen Leber und hinterer Bauchwand, einer Verbindung, welche in dem von mir so benannten Hohlvenengekröse gegeben ist. Das Vorkommen eines solchen Gekröses wurde zuerst von A. Goette (23) bei der Unke beschrieben, als dorsales Lebergekröse bezeichnet und seine Bedeutung für die Bildung der hinteren Hohlvene hervorgehoben. Außerdem hat aber auch Goette, was mir leider entgangen war, an von His gelieferten Abbildungen von Querschnitten durch Hühnerembryonen sein dorsales Lebergekröse und die Beziehung der Hohlvene zu demselben erkannt. Ich bedauere, dass mir diese Angabe Goette's seiner Zeit entgangen ist und hebe hiermit besonders hervor, dass Goette der Erste war, welcher vor Lokwood (45), His (27), Ravn (62, 64) und mir (35) die Bedeutung dieser Gekröseverbindung der Leber für das Zustandekommen der Hohlvenenbildung erkannt hat[1].

Ich habe die Bildung dieser Gekröseverbindung, nachdem sie kurz vorher von Ravn in einer mir damals nicht zugänglichen Arbeit (63) beschrieben worden war, mit wenigen Worten an anderer Stelle (35) geschildert. Ravn hat später seine Arbeit auch in deutscher Sprache (64) veröffentlicht und ich sah nun, dass eine wesent-

[1] Was dagegen Goette von der Beziehung dieses dorsalen Lebergekröses zur Bildung des Diaphragmas vermuthet hat (23, 24), findet in der Art und Weise, wie sich das Zwerchfell bei Säugern entwickelt, keine Bestätigung.

liche Differenz zwischen unseren Angaben, wie ich dies aus Ravn's vorläufiger Mittheilung (62) annehmen zu müssen glaubte, nur in so fern besteht, als Ravn die Bildung des Hohlvenengekröses durch die Verwachsung zweier einander entgegenwachsender Falten, von denen die eine von der Wand des Sinus venosus ausgeht, während die andere die caudale Fortsetzung der mesodermalen Lungenanlage darstellt, entstehen lässt, während ich nur eine dorsale Falte als Fortsetzung der mesodermalen Lungenanlage gesehen habe, die sich mit der Wand des Sinus venosus am Ansatze des Mesocardium posterius in Verbindung setzt und zu einer Gekröseplatte auswächst, die, indem sie sich caudalwärts verlängert, auf die Leber übergreift und so dieses Organ mit der hinteren Bauchwand in Verbindung bringt. Nachdem ich späterhin noch viele Schnittserien durch Kaninchen-Embryonen mit Rücksicht auf das Hohlvenengekröse durchmustert hatte, habe ich immer mehr den Eindruck erhalten, dass es sich bei der Bildung des Hohlvenengekröses zunächst nur um eine einfache Faltenbildung handle, die an der rechten Seite des dorsalen Darmgekröses beginnend, sich auf die Splanchnopleura des Vorderdarmes, unmittelbar caudalwärts von der Lungenanlage, erstrecke und von dieser endlich auf die Wand des Sinus venosus übergehe, hier aber nur eine kurze Strecke weit zu verfolgen sei, während sie dorsalwärts an der Wurzel des dorsalen Darmgekröses verhältnismäßig weit verfolgt werden kann. Diese mit der Konkavität caudal gerichtete Falte, die dort, wo sie der Splanchnopleura des Vorderdarmes angehört, mit dieser eine Einbuchtung begrenzt, wächst hierauf zur Platte des Hohlvenengekröses aus. Dadurch wird auch die von der Gekrösplatte nach rechts hin begrenzte Einbuchtung immer tiefer und stellt schließlich das dar, was man als Processus superior des Netzbeutelvorraums oder nach Klaatsch (75) als Bursa hepato-enterica bezeichnet.

Ravn hat auch linkerseits eine dem Hohlvenengekröse ähnliche Bildung und einen dem Recessus der rechten Seite ähnlichen, nur viel kürzeren Recessus bei Kaninchen-Embryonen beschrieben. Diese Gebilde sind am 11. und zu Beginn des 12. Tages, wie ich bestätigen kann, vorhanden und entstehen in ganz ähnlicher Weise wie rechterseits, verschwinden jedoch späterhin spurlos und fehlen daher in späteren Stadien[1].

[1] Bei Dasypus novemcinctus ergab sich ein Befund, der darauf zurückzuführen wäre, dass bei den Embryonen dieses Thieres das linksseitige Gekröse und der von ihm abgegrenzte Recessus zu mächtigerer Entfaltung kommt als

Die Entstehung dieses Recessus hat neuerdings Stoss (68) zunächst beim Schaf, dann aber auch beim Kaninchen untersucht, und ist bezüglich der Entstehung des Recessus zu etwas anderen Resultaten gekommen wie Ravn und ich. Stoss lässt nämlich den Recessus durch eine Einbuchtung der Splanchnopleura, caudalwärts von der mesodermalen Lungenanlage, entstehen, und sieht in der Entstehung dieser Einbuchtung das primäre, während er den durch die Einbuchtung entstehenden Begrenzungsrand der Bucht, aus welchem sich das Hohlvenengekröse entwickelt, als das sekundäre betrachtet. In der That kann man bei der Durchsicht von Schnittserien durch Säugerembryonen in geeigneten Stadien leicht zu der von Stoss vertretenen Meinung kommen[1], doch glaube ich Stoss gegenüber daran festhalten zu können, dass die Erhebung der Ränder des Recessus, also die Bildung einer bogenförmigen Falte, die von der dorsalen Leibeswand auf die Splanchnopleura des Vorderdarmes und von da aus auf den Sinus venosus an der Wurzel des Mesocardium posterius übergreift, als das Primäre, die durch die Erhebung dieser Falte bedingte Einbuchtung aber als das Sekundäre aufzufassen ist. Muss ich mir doch vorstellen, dass auch bei denjenigen Wirbelthieren, bei denen ein Hohlvenengekröse zuerst zur Anlage kam, diese Anlage in der Form einer Peritonealfalte zu Stande gekommen sei und dass erst durch die Bildung einer solchen Falte ein Recessus erzeugt werden konnte.

Ich habe in meiner kurzen Mittheilung über das Hohlvenengekröse (35) auch Angaben über die Verhältnisse bei den Amphibien gemacht und erwähnt, dass bei diesen Thieren schon frühzeitig eine Verwachsung des Hohlvenengekröses mit dem dorsalen Darmgekröse zu Stande komme, wodurch die Bursa hepato-enterica caudalwärts abgeschlossen werde und eine dem For. epiploicum (hepato-entericum [Klaatsch]) der höheren Formen entsprechende Öffnung, welche in den Raum der Bursa hineinführe, beim erwachsenen Thiere mangle. Ich

bei anderen Thieren und nicht zu Grunde geht wie beim Kaninchen und anderen Säugern. Es findet sich nämlich jederseits vom Ösophagus ein von Serosa ausgekleideter Raum. Der rechte entspricht dem bei Thieren mit infrakardialem Lungenlappen (rechts) normal vorkommenden Raum (der sogenannten Schleimscheide von Ravn). Den links vom Ösophagus befindlichen Raum mit seiner lateralen Begrenzung aber denke ich mir aus dem stärker entwickelten linken Recessus und dem länger als bei anderen Säugern ausgewachsenen linksseitigen Gekröse entwickelt.

[1] Die Beschreibung der Befunde ist bei Stoss jedenfalls eine ganz korrekte.

hatte damals einige Exemplare von Rana temporaria untersucht und bei den untersuchten Thieren eine dem For. epiploicum entsprechende Öffnung stets vermisst. Später habe ich bei Fröschen gelegentlich wieder nach dieser Öffnung gesucht und sie bei Rana in der weitaus größten Zahl der Fälle, bei Bombinator in allen Fällen vorgefunden, so dass ich also nur für die von mir untersuchten Urodelen[1] an dem regelmäßigen Fehlen dieser Öffnung festhalten kann, während bei Rana, wie dies auch mit den Angaben von Klaatsch übereinstimmt, eine solche Öffnung häufiger vorzukommen als zu fehlen scheint. Klaatsch (75) geht nun über meine Angaben bezüglich des frühzeitig erfolgenden Abschlusses der Bursa hepato-enterica gegen die übrige Leibeshöhle einfach damit hinweg, dass er sagt, ich habe keine Thatsache, welche meine Angaben stütze, beigebracht. Dies ist denn auch, bei der aphoristischen Art der Abfassung meiner Mittheilung, nicht geschehen, und ich hätte in der That genauere Daten über die Art und Weise, wie sich dieser Verschluss vollzieht, geben können. Dies war jedoch auch nicht meine Absicht, sondern ich wollte vielmehr bloß auf das Vorkommen eines Hohlvenengekröses bei Amphibien überhaupt und darauf hinweisen, dass die Art und Weise, in der uns dasselbe beim erwachsenen Individuum in Verbindung mit dem dorsalen Darmgekröse und dem Duodenum entgegentritt, keinen primären, sondern einen sekundär erworbenen Zustand darstellt. Natürlich wäre es mir nicht beigefallen, eine frühzeitige Anwachsung des Hohlvenengekröses an das dorsale Darmgekröse und das Duodenum zu behaupten, wenn ich nicht bei jungen Embryonen von Salamandra atra, von denen ich eine größere Zahl von Querschnittserien besitze, bevor noch die Hohlvene entwickelt ist, ein Hohlvenengekröse gesehen hätte, welches noch mit einem caudal gerichteten freien Rande endigte, also die Verbindung mit dorsalem Darmgekröse und Duodenum noch nicht aufweisen würde, und wenn bei diesen Embryonen nicht eine caudalwärts, in weiter Verbindung mit der übrigen Leibeshöhle stehende Bursa hepato-enterica vorhanden gewesen wäre, während bei älteren Embryonen ähnliche Verhältnisse wie beim erwachsenen Thiere konstatirt werden konnten. Mindestens hätte Klaatsch, durch meine Angabe aufmerksam gemacht, die Entwicklung des fraglichen Gekröses und seiner späteren Beziehungen bei Amphibien-Embryonen untersuchen müssen,

[1] Ein einziges Mal fand ich bei einer Salamandra maculosa eine dem Foramen epiploicum entsprechende, in die Bursa hepato-enterica führende Öffnung.

wenn er sich vor Irrthümern, in die er sonst verfallen musste, hätte schützen wollen.

Die variabel große, bei Batrachiern in der Mehrzahl der Fälle beobachtete, in die Bursa hepato-enterica führende Öffnung, welche Klaatsch als Foramen hepato-entericum bezeichnet und für eine sekundäre Erscheinung ausgiebt, halte ich für einen Rest einer bei Embryonen viel größeren Öffnung, die durch das Auswachsen des Hohlvenengekröses eingeengt wurde. Dass von Klaatsch diese Öffnung bei jüngeren Bufonen nicht, bei älteren dagegen gefunden wurde, beweist bei der allgemeinen Variabilität der Öffnung und bei dem relativ häufigen vollständigen Mangel derselben, wie mir scheinen will, nicht allzu viel. Das, was Klaatsch somit bei Amphibien als Ligamentum hepato cavo duodenale bezeichnet, ist nach meinem Dafürhalten die direkte Fortsetzung des Hohlvenengekröses und ist durch Auswachsen desselben über die Hohlvene hinaus entstanden. Die Verhältnisse der Amphibien können somit gerade rücksichtlich des Hohlvenengekröses keineswegs als primitive angesehen werden, und man wird daher auch nicht ohne Weiteres, das heißt ohne Berücksichtigung der entwicklungsgeschichtlichen Befunde, die Verhältnisse der höheren Formen von denen der Amphibien ableiten dürfen, wie dies Klaatsch gethan hat.

Nachdem das Hohlvenengekröse beim Kaninchen bis an das caudale Ende der Leber, dieses Organ mit der hinteren Bauchwand in Verbindung setzend, ausgewachsen ist, beginnt die Bildung der hinteren Hohlvene. Dieselbe geht anscheinend vom proximalen Ende des Ductus venosus Aranzii (vgl. Schema 5) aus. Doch ist das proximale Ende des Ductus venosus Aranzii, welches wir im früheren als V. hepatica communis bezeichnet haben, nichts Anderes als das erhalten gebliebene gemeinschaftliche Endstück der V. umbilicalis und V. omphalo-mesenterica dextra, und so ist es gerechtfertigt, den Ausgangspunkt für die Bildung der hinteren Hohlvene in dem proximalen, durch seine Beziehung zum Ductus venosus Aranzii unkenntlich gewordenen Abschnitt der V. omphalo-mesenterica dextra zu suchen. Der Leberabschnitt der hinteren Hohlvene findet sich, sobald er neben den zahlreichen Venenbahnen der Leber als stärkeres Gefäß erkennbar wird, entlang dem Ansatze des Hohlvenengekröses an der Leber, in den dorsalen Theil dieses Organs eingebettet. Wie mir scheint entsteht er durch Erweiterung und Zusammenfließen schon vorhandener Venenbahnen, wofür auch die Unregelmäßigkeit seines Lumens und der reichliche Zusammenhang mit den Venen-

bahnen der Leber sprechen. Ja sogar weitere Verbindungen dieses Gefäßabschnittes mit den aus der V. omphalo-mesenterica stammenden V. hepaticae advehentes, besonders im caudalen Abschnitte der Leber, wurden beobachtet.

Von der Leber aus geht die hintere Hohlvene in die caudale Fortsetzung des Hohlvenengekröses über, in die sogenannte Hohlvenenfalte (Ravn), in welche auch Zweigchen aus dem Venennetz der Leber übergehen, und lässt sich von hier aus bei dem jüngsten Stadium, bei dem ich die Hohlvene sah, noch eine kurze Strecke weit gegen die mediale Seite der rechten Urniere hin verfolgen. Bei dem nächst älteren untersuchten Stadium durchzieht die hintere Hohlvene bereits das Hohlvenengekröse und lagert sich sogleich an die mediale Seite der rechten Urniere (Fig. 7 Taf. XXI), an der sie entlang nach rückwärts zu verfolgen ist, bis eine gute Strecke weit caudalwärts von der Abgangsstelle der A. mesenterica superior von der Aorta (vgl. Fig. 17 Taf. XXII). Außerdem ist aber eine Vene mit ganz ähnlicher Lage wie die Fortsetzung des Hohlvenenstammes rechts, auf der linken Seite zu erkennen (Fig. 7 Taf. XXI), welche eben so weit caudalwärts reicht wie letztere, kopfwärts aber etwa in der Höhe beginnt (vgl. Fig. 17), in der die Hohlvene an die rechte Urniere herantritt und mit dem Gefäße der rechten Seite durch zwei (Fig. 17) bis drei caudalwärts von der A. mesenterica superior in Zwischenräumen auf einander folgende schwache Querverbindungen zusammenhängt. Durch diese Verbindungen strömt offenbar das Blut des Gefäßes der linken Seite in das Gefäß der rechten Seite und weiter durch den Leberabschnitt der Hohlvene gegen das Herz zu.

Mit den Cardinalvenen stehen diese Wurzelzweige der hinteren Hohlvene nur durch ganz schwache Venenzweige, die die Werthigkeit von Kapillaren besitzen dürften, in Verbindung. Durch diese Verbindungen aber wird jedenfalls den Ästen der hinteren Hohlvene Blut aus den Cardinalvenen zugeführt, welches zum Theil mindestens das Gewebe in der Nachbarschaft und um die Urnierenschläuche herum durchströmt hat, und ich erkenne darin einen Anklang an das bei Reptilien und Vögeln beobachtete Pfortadersystem der Urniere.

Jedenfalls aber erhält sich der geschilderte und in Fig. 17 nach einem Plattenmodell abgebildete Zustand, den ich, als ich meine vorläufige Mittheilung veröffentlichte (32), noch nicht gekannt hatte, nur ganz kurze Zeit. Am Beginne des 13. Tages nämlich erweitert

sich jederseits eine, manchmal auch zwei, die jedoch später in einen Stamm zusammenzufließen scheinen, von den bereits vorhandenen Verbindungen zwischen den Ästen der hinteren Hohlvene und der hinteren Cardinalvene zu einem ansehnlichen Stamme, der jetzt das Blut (vgl. Fig. 18 Taf. XXII *C.A*) direkt aus den hinteren Cardinalvenen in die Äste der hinteren Hohlvene überführt. Nun erweitert sich eine von den bereits vorhandenen Verbindungen zwischen den beiden Ästen der hinteren Hohlvene zu einem mächtigen Stamm, und zwar betrifft diese Erweiterung gewöhnlich die cranialste der Verbindungen und die anderen Verbindungen in dem Falle der Fig. 18, also die zweite verschwindet oder fließt, was auch möglich ist, mit der sich erweiternden ersten zusammen. Verfolgt man nun die Hohlvene von der Leber aus caudalwärts, so erkennt man, dass dieses Gefäß dort, wo es an die rechte Urniere herantritt, eine kleine Vene aufnimmt, die, ventral von der Nebennierenanlage gelegen, gegen das Kopfende der Urniere hin eine kurze Strecke weit zu verfolgen ist. Wir wollen diese kleine Vene, da sie später das Blut der Nebenniere in die Hohlvene befördert, als V. suprarenalis dextra bezeichnen (in Fig. 18 Taf. XXII ist diese Vene durch die Hohlvene verdeckt und daher nicht zu sehen). Caudalwärts von der Abgangsstelle der A. omphalomesenterica angelangt, theilt sich die V. cava in zwei Äste, der eine biegt dorsalwärts um und verbindet sich mit der V. cardinalis posterior dextra (Fig. 18 Taf. XXII, *C.A.d*), der andere kreuzt die Aorta und verbindet sich links von derselben (*C.A.s*) mit der V. cardinalis sinistra[1]. Ein Querschnitt an der Stelle der beiden Äste und ihrer Verbindung mit den hinteren Cardinalvenen geführt, zeigt Verhältnisse, wie wir sie an der Fig. 9 (Taf. XXI) erkennen können. Beide Cardinalvenen hängen durch eine mächtige, ventral von der Aorta gelegene Verbindung mit einander zusammen, von welcher Querverbindung an der medialen Seite der rechten Urniere der Hohlvenenstamm ausgehend gedacht werden muss. Dort aber, wo der rechte Ast der Hohlvene dorsalwärts abbiegt, mündet ein von der medialen Seite des caudalen Theiles der Urniere herkommender Ast, die frühere (Fig. 17) caudale Fortsetzung der hinteren Hohlvene in denselben ein. Linkerseits finden sich dagegen zwei Äste, von denen der eine, vom Kopfende der Urniere herkommend, an der ventralen

[1] Denkt man sich in Fig. 18 die vor der Aorta befindliche Veneninsel durch einen einfachen mächtigen Quervenenstamm ersetzt, so erhält man ein gutes Bild der Verhältnisse.

Seite der Nebennierenanlage verlaufend, in den linken Ast der Hohlvene einmündet, es ist die spätere V. suprarenalis sinistra (*V.s.r.s.*), während der andere, von der caudalen Partie der linken Urniere herkommend, sich so verhält, wie der gleiche Ast der rechten Seite (Fig. 18 Taf. XXII). Führt man daher einen Durchschnitt caudalwärts von dem der Fig. 9, so erhält man ein Bild wie das der Fig. 8 Taf. XXI, an welchem man die topographische Beziehung sowohl dieser beiden Venen zur Urniere und zu einander, als auch zu den beiden hinteren Cardinalvenen studiren kann. Die Verbindung der beiden Äste der hinteren Hohlvene mit den beiden Cardinalvenen ist beiderseits in der Höhe des 9. bis 11. Thorakalsegmentes gelegen. Nicht in allen Fällen sah ich diese Verbindung bei ihrem Auftreten als ein einfaches Gefäß erscheinen, sondern häufig waren es zwei Gefäße, welche (in craniocaudaler Richtung) unmittelbar hinter einander lagen. Sobald aber die Verbindung stärker geworden war, fand ich sie regelmäßig einfach entwickelt.

Die Folgen nun, welche sich für die hinteren Cardinalvenen daraus ergeben, dass das Blut, welches in ihrem caudalen Abschnitt strömt, eine neue Abflussbahn gegen die hintere Hohlvene erlangt hat, sind sehr einleuchtende. Kopfwärts von der Verbindungsstelle der Äste der V. cava inferior mit den hinteren Cardinalvenen verengern sich diese (Fig. 18) und es kommt, indem alles Blut aus dem caudalwärts von der neugebildeten Verbindung befindlichen Abschnitte der hinteren Cardinalvenen durch die hintere Hohlvene abströmt, schließlich gegen die Mitte des 13. Tages zu einer vollständigen Obliteration dieser Gefäße an der Stelle der Verengerung. Durch diese Obliteration wird die hintere Cardinalvene jeder Seite in zwei von einander unabhängige Abschnitte getheilt, in einen cranialen und einen caudalen. Der craniale Abschnitt beginnt in der Höhe des achten Thorakalsegmentes, denn hier findet sich gewöhnlich auch die Unterbrechungsstelle des Cardinalvenenstammes, und leitet das Blut der segmentalen Venen vom achten Thorakalsegment an bis zur Zusammenflussstelle mit der vorderen Cardinalvene, sowie das Blut aus den vordersten Abschnitten der Urniere in den Ductus Cuvieri ab. Mit der Retraktion der Urniere giebt aber dieser Abschnitt seine Beziehung zu diesem Organ bald ganz auf und leitet schließlich lediglich das Blut von Rumpfwandvenen. Der caudale Abschnitt der hinteren Cardinalvenen zerfällt wieder in zwei Unterabschnitte, in einen cranialen schwächeren und einen caudalen stärkeren. Der caudale stärkere Abschnitt, den ich zum Theil wegen

seiner Beziehung zur Urniere als Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene bezeichnet habe (vgl. Fig. 10 Taf. XXII), in seiner caudalen Fortsetzung, nachdem er die A. iliaca communis gekreuzt hat, aber als Beckenabschnitt der hinteren Cardinalvene bezeichne, leitet das Blut kopfwärts in die nahezu senkrecht auf seine Richtung stehenden, seine Fortsetzung bildenden Äste der hinteren Hohlvene (vgl. Fig. 10 Taf. XXII). An der Umbeugungsstelle mündet in ihn der craniale schwächere Theil der hinteren Cardinalvene, welcher dem Stücke derselben entspricht, welches zwischen Verbindung mit der Hohlvene und Unterbrechungsstelle (vgl. Fig. 18) sich befindet.

Es wird sich nun im Weiteren der Übersichtlichkeit halber empfehlen, die Schicksale der beiden von einander getrennten Abschnitte der hinteren Cardinalvenen gesondert zu verfolgen. Wie schon früher erwähnt wurde, reicht der selbständig gewordene craniale Abschnitt der hinteren Cardinalvene vom achten Thorakalsegment an bis zur Zusammenflussstelle mit der V. cardinalis anterior. Diese Zusammenflussstelle erleidet aber mit der Wanderung des Herzens, wie ebenfalls schon aus einander gesetzt wurde, eine Verschiebung entlang der Wirbelsäule caudalwärts, so dass in Folge dessen der craniale Abschnitt der hinteren Cardinalvene in älteren Entwicklungsstadien an Länge relativ verliert. Kurz nachdem die Unterbrechung des Cardinalvenenstammes erfolgt ist, reicht der vordere Cardinalvenenabschnitt bis ans erste Thorakalsegment, dessen Vene in die Zusammenflussstelle mit der V. cardinalis anterior mündet, während die zweite bis siebente, vielleicht auch die achte (doch konnte ich dies nicht immer mit voller Bestimmtheit erkennen, da dazu eine besonders pralle Füllung der Venen nöthig ist) in diesen Venenabschnitt sich ergießen. Die cranialen Cardinalvenenreste der beiden Seiten sind vollkommen symmetrisch, auch dann noch, wenn sie ihre Beziehung zum vordersten Ende der Urnieren verloren haben.

Diese Symmetrie wird jedoch bald zerstört, indem der linke craniale Cardinalvenenabschnitt gänzlich verschwindet, während die segmentalen Venen der linken Seite sich mit der Vene der rechten Seite, die wir nun schon mit einer gewissen Reserve als Stamm der V. azygos bezeichnen können, in Verbindung setzen. Dieser Wechsel vollzieht sich allmählich im Verlaufe des 14. Tages. Zu gleicher Zeit ändert sich aber auch das Lageverhältnis der Intercostalvenen zum Grenzstrange des Sympathicus.

Während nämlich bis zum 13. Tage die Intercostalvenen an der

ventro-lateralen Seite des Grenzstranges vorbei an die Cardinalvenen herankommen, kreuzen vom 14. Tage an diese Venen, bevor sie einmünden, den Grenzstrang an seiner dorso-medialen Seite. Diese Verlaufsänderung erfolgte unter Vermittelung von Inselbildungen, welche die Intercostalvenen um den Grenzstrang herum erzeugen. Indem die ventralen Schenkel dieser Inseln schwinden, stellt sich das definitive Verhalten der proximalen Abschnitte der Intercostalvenen zum Grenzstrange her.

Das Zu-Grunde-Gehen des linken cranialen Cardinalvenenrestes erfolgt nur ganz allmählich und scheint mir dasselbe mit der Verschiebung, welche die Aorta in der der Vene anlagernden Strecke nach links hin erleidet, zusammenzuhängen. Zum mindesten macht es den Eindruck, als würde die Aorta einen Druck auf den linken Cardinalvenenabschnitt ausüben.

Inzwischen rückt das distale Ende der Ductus Cuvieri mit dem Herzen caudalwärts weiterhin vor. Dies hat zur Folge, dass zunächst die ersten zwei Intercostalvenen außer Verbindung mit den Cardinalvenenresten treten und beiderseits mittels gemeinsamer Stämme in die V. anonymae münden. Diese neugebildeten Stämme sind nichts Anderes als die späteren V. intercostales supremae, die zunächst nur die beiden ersten Intercostalvenen vereinigen, an die sich aber bei dem ältesten von mir in Längsschnitte zerlegten Kaninchen-Embryo vom 15. Tage schon die dritten und vierten Intercostalvenen angeschlossen haben[1]. Die Einmündung der V. intercostalis suprema in die V. anonymae erfolgt in diesem Stadium ventral von dem proximalen Theil der zweiten Rippe. Linkerseits findet sich bei diesem Objekt übrigens noch ein, wenn auch kaum mehr erkennbarer Rest der linken V. cardinalis, der ventral vom dritten Intercostalraum in die V. cava anterior sinistra mündet und sich nur über zwei Segmente caudalwärts verfolgen lässt. Aber auch dieser Rest vergeht späterhin in der Regel gänzlich. Der Stamm der V. azygos mündet bei dem 15. Tage alten Embryo schon in der Höhe des zweiten Intercostalraumes in die Hohlvene ihrer Seite.

Wie oben bereits erwähnt wurde, erfolgt die Unterbrechung der hinteren Cardinalvenen in der Höhe des achten Thorakalsegmentes. Beim erwachsenen Thiere reicht jedoch die V. azygos, der ganzen

---

[1] Bei diesem Embryo mündet übrigens die erste Intercostalvene beiderseits gesondert kopfwärts von der V. intercostalis suprema, die die folgenden drei Intercostalvenen aufnimmt, in die V. anonyma.

Länge der Brustwirbelsäule (die craniale Strecke derselben selbstverständlich ausgenommen) nach, caudalwärts. Bis zum achten Brustwirbel (inclusive) ist sie nun, wie aus dem früher Mitgetheilten hervorgeht, ein Rest des cranialen Abschnittes der hinteren V. cardinalis dextra, von da an caudalwärts aber ist sie eine Neubildung. Dies erhellt auch schon aus ihrer Lage in diesem Abschnitt, sie liegt nämlich caudalwärts vom achten Thorakalwirbel, dorsal von der Aorta, zwischen den Anfangsstücken der Intercostalarterien. Schon am 15. Tage sehe ich diesen Abschnitt der V. azygos in derselben Lage wie beim Erwachsenen entwickelt und in ihn die Intercostalvenen 9—11 beider Seiten einmündend. Da die Intercostalvenen 9—11 aber früher in den caudalen Abschnitt der hinteren Cardinalvenen mündeten, müssen sie sich in der Zwischenzeit von diesem abgelöst haben, ein Vorgang, auf den später noch näher eingegangen werden soll. Aus den über die Entwicklung der V. azygos gemachten Angaben geht aber auch hervor, dass Chiarugi's (13) Annahme, die Venen, welche ich mit Krause (44) als V. intercostales supremae bezeichnet habe, seien als Reste der V. cardinales posteriores (vgl. Chiarugi's Fig. 1) anzusehen, jedweder Begründung entbehre. Denn dass diese Anastomosenkette zwischen den vordersten Intercostalvenen, denn als Anastomosenkette ist ja die V. intercostalis suprema zweifellos aufzufassen, sich manchmal, wie dies Chiarugi (13) beschreibt, auch noch bis ins Gebiet jener Intercostalvenen, welche in die V. azygos münden, fortsetzt, ist doch noch kein irgendwie stichhaltiger Grund für eine solche Annahme. Chiarugi hätte doch wohl zuerst nachweisen müssen, dass der proximale Abschnitt der V. azygos kein Rest der V. cardinalis posterior dextra sei. Übrigens scheinen gerade die Verhältnisse der V. intercostalis suprema recht häufig zu variiren, was allein schon genügen würde, um Verdacht zu schöpfen, dass es sich um ein sekundäres Gefäß handle. So giebt Krause (44) für die linke V. intercostalis suprema, die er übrigens auch für einen Rest der entsprechenden hinteren Cardinalvene hält, an, dass sie die ersten sechs Intercostalvenen aufnehme, während ich sie, was auch nach Chiarugi die Regel zu sein scheint, in drei von mir injicirten Objekten nur die vier ersten Intercostalvenen aufnehmen sehe. In einem weiteren Objekte mündete die erste Intercostalvene rechts in einem anderen, die erste Intercostalvene beider Seiten selbständig (also so wie bei dem Embryo vom 15. Tage [vgl. oben pag. 573]) in die V. cava superior, was weder Chiarugi noch Krause erwähnen und

was doch wahrscheinlich ziemlich häufig vorkommen dürfte, aber allerdings an nicht gut injicirten Objekten schwer zu konstantiren sein wird.

Um über die mannigfachen Veränderungen, welche sich im Gebiete des caudalen Abschnittes der hinteren Cardinalvenen ergeben, auch nur ein einigermaßen klares Bild zu entwerfen, scheint es mir nothwendig, von der Schilderung einzelner Stadien auszugehen. Bei einem Kaninchen-Embryo vom 13. Tage, bei welchem die Unterbrechung der hinteren Cardinalvenen eben stattgefunden hat, ergeben sich etwa folgende Verhältnisse. Die caudalwärts von der Unterbrechungsstelle gelegenen Intercostalvenen (vgl. Fig. 20) münden in den das Blut nun rückläufig gegen die Verbindung mit der hinteren Hohlvene leitenden Abschnitt (*r*) der hinteren Cardinalvene, welcher außerdem noch Blut aus dem vorderen Abschnitte der Urniere aufnimmt. Die Intercostalvenen erscheinen dabei in ihrem Verlaufe nicht mehr quer auf den Venenstamm gerichtet, sondern ziehen caudalwärts, und zwar die vorderste, welche in diesem Falle ausnahmsweise die achte ist, stärker als alle folgenden. Diese geänderte Verlaufsrichtung hängt offenbar mit der Retraktion des cranialen Abschnittes der Urniere zusammen. Die segmentalen Venen der Lumbal- und Sacralgegend münden, wie dies aus der Fig. 20 (Taf. XXII) hervorgeht, in Urnieren und Beckenabschnitt der hinteren Cardinalvene ein. Der Fig. 20 liegt nun eine Profilkonstruktion zu Grunde, die mit Rücksicht auf alle übrigen Verhältnisse fast ganz naturgetreu wiedergegeben wurde und nur mit Rücksicht auf die Mündungen der Lumbalvenen etwas schematisirt ist, da insbesondere die erste und zweite in etwas unregelmäßiger Weise einmünden, indem sie vorher unmittelbar dorsal vom Hauptstamme mehrfach mit einander zusammenhängen, welches Verhältnis sich in der Figur nur schwer hätte wiedergeben lassen. Verfolgt man auf dieser Figur (20) die hintere Cardinalvene von ihrer Wurzel an kopfwärts, so erkennt man zunächst eine tiefe Einziehung an der ventralen Seite des Gefäßes, die, wie man sich leicht durch Vergleich mit Fig. 10 (Taf. XXII) überzeugen kann, durch die A. iliaca communis, welche sich der hinteren Cardinalvene innig anlagert, erzeugt ist. Unmittelbar kopfwärts von dieser Stelle sieht man hierauf die Nierenanlage, welche sich an die mediale Seite der hinteren Cardinalvene anlagert und dieselbe ventro-lateralwärts abdrängt. Um dieses Verhältnis der Anlage der bleibenden Niere richtig zu verstehen, ist es jedoch nothwendig, auf

jüngere Stadien, wie sie in Fig. 17 und 18 (Taf. XXII) abgebildet sind, zurückzugreifen. Die Anlage der bleibenden Niere rückt nämlich aus dem Becken, wo sie angelegt wird, cranialwärts vor und kommt dabei zunächst (Fig. 17) ventral vor die A. iliaca communis zu liegen, dringt dann zwischen dieses Gefäß und den caudalen Theil der Urniere ein (Fig. 18) und schiebt sich endlich, indem sie die A. iliaca communis vollständig überschreitet, zwischen Aorta und V. cardinalis welch letzteres Gefäß sie lateralwärts abdrängt, ein. In dieser Lage finden wir die Nierenanlage im Stadium der Fig. 10 (Taf. XXII), in welchem Stadium sie die A. iliaca communis mit ihrem caudalen Pole eben noch berührt. Indem die Niere aber diese Lage zum Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene einnimmt, muss sie auch auf die in diesen Theil der Cardinalvene einmündenden segmentalen Venen einen Einfluss ausüben, der, wie dies Fig. 20 (Taf. XXII) zeigt, zunächst dadurch zur Geltung kommt, dass die 17. und 18. thoraco-lumbale Vene ihr Blut mittels eines gemeinsamen Stammes entlang der dorsalen Fläche der Niere caudalwärts gegen die hintere Cardinalvene befördern, während das craniale Ende der Nierenanlage die 16. thoraco-lumbale Vene zu einem etwas gekrümmten Verlaufe zwingt.

Rücksichtlich der übrigen uns interessirenden Venenstämme dieses Stadiums ist zu erwähnen, dass die V. suprarenalis dextra (Fig. 20 *V.s.r.d.*) dadurch sehr kurz geworden ist, dass sich der sehr mächtig erweiternde Stamm der hinteren Hohlvene der Nebennierenanlage immer mehr anlagert, während die linke V. suprarenalis so wie in früheren Stadien links von der Aorta in den Verbindungsast zwischen Cava und linker Cardinalvene mündet. Die ursprünglichen caudalen Fortsetzungen der V. cava (des Stadiums der Fig. 17) sind an der medialen Seite der Urnieren im Gewebe vor der Aorta, vielfach mit den Venenzweigen der Urniere, aber auch unter einander in Verbindung tretend, eine Strecke weit caudalwärts zu verfolgen. Diese Venen haben sich zwar auch erweitert, aber durchaus nicht in dem Maße, wie etwa der Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvenen.

Bei einem Embryo vom Beginne des 14. Tages, von welchem die in Fig. 21 Taf. XXII wiedergegebene Profilkonstruktion (von der dasselbe bezüglich der Ausführung gilt, wie für die vorhergehende und die nachfolgenden) herrührt, ist der craniale Abschnitt des caudalen Cardinalvenenabschnittes fast vollständig zu einem Truncus communis für die letzten vier (9.—12.) Intercostalvenen geworden, indem sich nur kurz vor seiner Mündung in den Urnierenabschnitt der hinteren

Cardinalvene[1] Urnierenvenen in ihn ergießen. Die Urniere hat sich nämlich in dieser Gegend schon so weit von der hinteren Bauchwand abgeschnürt, dass sie nur mehr durch ein Gekröse mit derselben zusammenhängt.

Die Nierenanlage hat gegenüber dem früheren Stadium beträchtliche Fortschritte in ihrer Wanderung gemacht. Wie dies Fig. 21 zeigt, ist sie nicht nur cranialwärts vorgerückt, sondern sie hat sich lateralwärts an der dorsalen Cirkumferenz des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene verschoben, so dass dieser Gefäßabschnitt jetzt ventral von der Nierenanlage zu liegen kommt und an queren Durchschnitten etwas plattgedrückt erscheint. Zweifelsohne wird so lange, als sich die Nierenanlage dorsal von dem Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvene befindet, der Blutstrom in diesem Gefäße in seiner Fortbewegung etwas behindert sein, womit die Erscheinung in Zusammenhang zu bringen wäre, dass sich bei dem vorliegenden Entwicklungsstadium zwischen der 16., 17. und 18. thoraco-lumbalen Vene eine Längsanastomose an der medialen Seite der Nierenanlage entwickelt hat, die das Blut aus diesen drei Venen in den cranialwärts von der Niere gelegenen Cardinalvenenabschnitt befördert, vielleicht aber auch noch außerdem eine geringe Quantität Blutes aus dem caudal von der Niere befindlichen Abschnitt der Cardinalvene mitführt. Wie diese Anastomose sich entwickelt, ergiebt die Vergleichung der beiden Figuren 20 und 21 ohne Weiteres.

In einer vorläufigen Mittheilung »Über den Einfluss etc.« (34) habe ich nach Untersuchungen von Querschnittserien durch Embryonen, die, was ihre Entwicklung anlangte, zwischen dem Embryo der Fig. 20 und dem der Fig. 21 sich befanden, über die Entwicklung dieser Anastomose berichtet, ihr aber eine Bedeutung beigelegt, die ihr, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte, nicht gebührt. Jedenfalls aber wird, wie ich das dort angegeben habe, durch die Bildung dieser Anastomose eine Inselbildung im Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene erzeugt, in der der mediale Theil der Niere (Fig. 21) liegt. Diese Insel wird während ihrer Bildung von der Nierenanlage passirt, was den Vergleich der beiden Figuren 20 und 21 bestens illustriren dürfte.

Bei dem Embryo der Fig. 21 finde ich auch bereits ausnahmsweise frühzeitig entwickelt, denn bei anderen Embryonen, die sich

[1] Diese ist rechterseits, was in der Figur nicht zum Ausdruck gebracht werden konnte, eine doppelte.

auf derselben Höhe der Entwicklung befinden, fehlt sie noch, eine Verschmelzung der beiden Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen unmittelbar caudalwärts von der Theilungsstelle der Aorta (Fig. 21 Taf. XXII).

Die V. suprarenalis dextra ist ganz kurz geworden und ist kaum mehr als selbständiges Gefäß zu erkennen, die V. suprarenalis sinistra dagegen verhält sich ähnlich wie in dem früher beschriebenen Stadium der Fig. 20. Die beiden in dem Gewebe vor der Aorta gelegenen Urnierenvenen zeigen dem früheren Stadium gegenüber keine wesentliche Veränderung.

Von dem nächsten zu beschreibenden Stadium, von der Mitte des 14. Tages, wurde nicht nur eine Profilkonstruktion (Fig. 22 Taf. XXII) der Niere und der hier in Frage kommenden Venenabschnitte, sondern auch eine plastische Rekonstruktion der Urniere, der Niere und der betreffenden angrenzenden Venentheile (Fig. 19 Taf. XXII) ausgeführt, weil es nur mit Hilfe eines Modells möglich war, über die in diesem Stadium sich ergebenden, sehr komplicirten Verhältnisse volle Klarheit zu erlangen. Die Hauptveränderungen an den Venen gegenüber dem früheren Stadium ergeben sich in der Nachbarschaft der Niere und des Ureters. Die Niere ist, wie die Vergleichung der Figuren 22 und 21 leicht ergiebt, weiter gewandert als in dem früheren Stadium, und zwar sowohl cranial- als auch lateralwärts. Die früher beschriebene Längsanastomose zwischen 16., 17. und 18. thoraco-lumbaler Vene besteht noch, doch ist bereits wahrzunehmen, dass sie in einer direkten Beziehung zu der Lageänderung, die der Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene zum Ureter eingeht, in keiner Beziehung steht. Der Ureter liegt nämlich in diesem Stadium in einer neugebildeten Insel der Cardinalvene. Ein Schenkel dieser Insel liegt lateral und ventral (*v.S*), der andere dagegen dorsal und medial (*d.S*) vom Ureter, dieser durchbohrt somit gewissermaßen die hintere Cardinalvene an dieser Stelle. In Fig. 22 sowohl als in Fig. 19 ist dieses Verhältnis deutlich zu erkennen, nur ist in Fig. 19 derjenige Theil der Insel, sowie die Fortsetzung der Cardinalvene, welche ventral von der Niere gelegen sind, in der Farbe etwas leichter gehalten, auch ist zu erkennen, dass der dorso-mediale Schenkel (*d.S*) der Insel von der caudalen Wurzel der Längsanastomose zwischen 16., 17. und 18. thoraco-lumbaler Vene ihren Ursprung nimmt. Wie sich diese neue Insel um den Ureter herum bildet, kann ich nicht mit voller Sicherheit sagen, doch bekam ich beim Studium der Schnittserie durch einen etwas

weniger weit entwickelten Embryo den Eindruck, als würde der Ureter, dem Zuge der Niere folgend, sich zunächst an die Cardinalvene anlegen und durch seine Anlagerung in ihrer Wand eine kurze schief verlaufende Rinne erzeugen. Eine Andeutung dieses Verhältnisses ist übrigens schon in der Fig. 21 (Taf. XXII) zu erkennen. Diese Rinne, in welche also der Ureter sich einlagert, schließt sich nun zu einem Kanale ab, indem sich von der caudalen Wurzel der oben erwähnten Längsanastomose zwischen 16.—18. thoraco-lumbaler Vene aus eine kurze Venenbahn an der medialen Seite des Ureters entwickelt, die cranial- und ventralwärts vom Ureter in die hintere Cardinalvene einmündet. Wie an Fig. 22 deutlich zu erkennen ist, hat sich auch die Längsanastomose durch einen Verbindungszweig mit der Cardinalvene an der medialen Seite der Niere in Verbindung gesetzt. Das Bild der vor der 16. thoraco-lumbalen Vene gelegenen segmentalen Venen ist ein so hochgradig komplicirtes, dass nicht daran gedacht werden konnte, die Verhältnisse in den Abbildungen annähernd richtig darzustellen. In Fig. 19 ist nur ein Gefäßstamm dargestellt, in den diese segmentalen Venen münden, und dieser Gefäßstamm erscheint einfach und mit einfacher Mündung, während in der That in diesem Gefäßstamm mehrfach Inselbildungen bestehen und zwei Mündungen desselben wahrzunehmen sind. Eben so sind in Fig. 22 die Inselbildungen in diesem Gefäße weggelassen worden. Rücksichtlich der übrigen Venenpartien hat sich wenig geändert. Die Beckenabschnitte der beiden Cardinalvenen hängen, wie dies um diese Zeit noch die Regel ist, nicht mit einander zusammen. Die V. ischiadica ist zwar noch die Hauptvene der Extremität, die V. iliaca externa (*V.i.e*) ist jedoch eben so wie die betreffende Arterie bereits entwickelt.

An dieser Stelle möchte ich ein paar Bemerkungen über die Nierengefäße einschalten. Die ersten Gefäßlumina sehe ich in der Niere im Stadium der Fig. 20, doch sind diese Lumina an den Durchschnitten durch die Niere äußerst spärlich vertheilt, ja ich fand eine Reihe von Schnitten, an denen Gefäßlumina überhaupt nicht zu sehen waren. Ein Verfolgen solcher, den Werth von Kapillaren besitzender Gefäße durch mehrere Schnitte hindurch war mir nicht möglich, und somit konnte ich auch einen Zusammenhang von Nierengefäßen mit Gefäßen der Umgebung nicht nachweisen. Eben so wenig war dies bei den Stadien der Fig. 21 und 22 möglich, obwohl hier die Gefäße innerhalb der Niere schon bedeutend zahlreicher werden und auch etwas weiter erscheinen.

Bei einem Embryo vom Ende des 14. Tages hat sich die hintere Hohlvene bereits so an die rechte Nebenniere angelagert, dass die Gefäße aus diesem Organ jetzt direkt in sie einmünden und ein Nebennierenvenenstamm auf der rechten Seite nicht mehr besteht. Die linke Nebennierenvene hat sich jedoch früheren Stadien gegenüber kaum geändert. Die Urniere erscheint nun an ihrem cranialen Ende von der Leibeswand vollkommen abgeschnürt und mit derselben in diesem Abschnitte nur noch durch ein dünnes Gekröse in Verbindung. Die Folge dieser Abschnürung ist, dass die Gefäße aus diesem Theile der Urniere ihre Verbindung mit dem auch hier noch vorhandenen, wenn auch kürzer und unregelmäßig gewordenen cranialen Theile des hinteren Cardinalvenenabschnittes gänzlich aufgegeben haben und in einen Venenstamm zusammenmünden, der dem Gekröseansatz an der Urniere entlang caudalwärts verläuft. Diese Urnierenvene lagert sich dabei eine Strecke weit an die dorsale Seite der Geschlechtsdrüse und mündet rechts in den rechten Hohlvenenast, da, wo derselbe aus dem Hohlvenenstamm hervorgehend, dorsalwärts abzubiegen beginnt, links dagegen in die Mündungsstelle der V. suprarenalis in den linken Hohlvenenast. Die Nieren haben ihre definitive Lage nahezu erreicht und nun vermag ich auch eine Vene aus jeder Niere in den Verbindungsast der hinteren Hohlvene mit der hinteren Cardinalvene ihrer Seite einmünden zu sehen, eben so wie ich eine kleine Arterie, welche aus der Aorta entspringt, jederseits in die Niere eindringend finde.

Der Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene bildet so wie in dem früheren Stadium noch immer eine Insel um den Ureter herum, nur ist jetzt der mediale Schenkel dieser Insel bedeutend stärker geworden, während der laterale bedeutend schwächer erscheint, ein Verhältnis, welches ein Querschnitt durch die Gegend der Urniere, in welcher sich die Insel befindet (Fig. 14 Taf. XXII), am besten illustrirt, auch ist die Insel und somit auch der Raum, durch welchen der Ureter passirt, um ein gutes Stück länger geworden. Die früher dorsal von der hinteren Cardinalvene befindliche Längsanastomose zwischen 16.—18. thoraco-lumbaler Vene ist als solche nicht mehr nachzuweisen. Wie diese Anastomose zu Grunde geht, kann ich nicht sicher sagen, möglicherweise schließen sich die Lumbalvenen direkt, wenn auch in unregelmäßiger Weise, wieder an die hintere Cardinalvene an, nachdem die Niere so weit lateralwärts abgerückt ist, dass sie einen hemmenden Einfluss auf solche neuentstandene Venenbahnen nicht mehr auszuüben vermag. Caudalwärts von der Theilungsstelle

der Aorta sind nun die beiden Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen auf eine kurze Strecke weit zu einem ventral von der A. caudalis gelegenen gemeinsamen Stamm verschmolzen, wie dies der Querschnitt durch die Beckengegend (Fig. 10 Taf. XXI) des der Beschreibung zu Grunde liegenden Embryo zeigt. Wie diese Verschmelzung möglich wurde, geht aus den Fig. 11 und 12 hervor, welche Querschnitte durch die Beckengegend jüngerer Embryonen, in der gleichen Höhe geführt, darstellen. In Fig. 11 (Taf. XXII) sind die beiden Venen noch durch eine mächtige Lage embryonalen Bindegewebes von einander getrennt, in Fig. 12 (Taf. XXII) erscheinen sie einander so weit genähert, dass sie nur mehr durch ein dünnes Septum von einander getrennt sind und dieses Septum geht dann schließlich vollkommen verloren. Noch aber ist in diesem Stadium ein beträchtliches Stück beider Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen selbständig. Interessante Neuerscheinung dieses Stadiums sind zwei Venen, welche, im caudalen Abschnitte der Urnieren wurzelnd, ventral von der A. iliaca communis jeder Seite vorbeiziehend, in den als V. iliaca interna communis zu bezeichnenden, aus der Verschmelzung der Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen hervorgegangenen Venenstamm einmünden. Die Venen, welche wir in den früheren Stadien an der medialen Seite jeder Urniere gefunden haben, sind in diesem Stadium bereits sehr reducirt und lösen sich nach kurzem Verlaufe in dem Gewebe ventral von der Aorta in kleinere Zweigchen auf. Bei dem ältesten von mir in Sagittalschnitte zerlegten Embryo, vom Beginne des 15. Tages, besteht gegenüber dem früheren Stadium die wesentlichste Verschiedenheit darin, dass die Veneninsel um den Ureter herum nicht mehr besteht. Der Ureter kreuzt jetzt in sehr schiefer Richtung den Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene an seiner ventralen und lateralen Seite, und wir müssen daher, wenn wir uns die Verhältnisse früher beschriebener Stadien vor Augen halten, sagen, dass der Ureter die hintere Cardinalvene gewissermaßen durchwandert habe. Diese Durchwanderung erfolgt unter Vermittelung der Inselbildung in der hinteren Cardinalvene, die früher beschrieben wurde. Von dem Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene, wie wir ihn nun vor uns haben, ist somit eine kurze Strecke eine Neubildung, nämlich die Strecke, welche aus dem dorso-medialen Schenkel der Insel hervorgegangen ist, während der laterale Schenkel der Insel, ein Stück der ursprünglichen Cardinalvene, zum Theil zu Grunde gehen musste. Das Verhalten der Niere und des Ureters zum Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene dieses Stadiums ist aus Fig. 23 (Taf. XXII) ersichtlich.

Von einer Längsanastomose zwischen den segmentalen Venen der Lumbalgegend ist auch hier, so wie bei dem früher beschriebenen Stadium, nichts mehr zu sehen, doch münden die Lumbalvenen noch immer in höchst unregelmäßiger Weise in den Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvenen ein. Der craniale Theil des hinteren Cardinalvenenabschnittes ist zwar noch wohl erhalten, ja erscheint sogar stellenweise weiter als früher, doch hat er eine Reihe von Zuflüssen verloren. Von den Intercostalvenen, welche früher in ihn mündeten, hat nur die 12. diese Mündung noch beibehalten, während die 9.—11. in den, wie früher geschildert wurde, neugebildeten, ventral von der Wirbelsäule und dorsal von der Aorta befindlichen Abschnitt der V. azygos ihr Blut ergießen. Diese Veränderung in den Mündungsverhältnissen der hintersten Intercostalvenen hat sich allmählich unter dem Einflusse der eine Erweiterung des Pleuraraumes bedingenden Vergrößerung der Lungen vollzogen. Die caudalwärts fortschreitende Erweiterung resp. Verlängerung des Pleuraraumes lässt sich an Sagittalschnittserien auf einander folgender Entwicklungsstadien sehr schön verfolgen und erstreckt sich während der Zeit zwischen 14. und 15. Tage über drei Intercostalräume, so dass der Pleuraraum in dem vorliegenden Stadium nahe der Wirbelsäule den 12. Rippenknorpel bereits erreicht hat. Natürlicherweise bedingt eine solche Erweiterung eine Verschiebung der Zwerchfellanlage in caudaler Richtung. Dass diese Verschiebung auf jene segmentalen Venen, welche im Bereiche der durch dieselbe beeinflussten Gewebsmassen caudal von der Zwerchfellanlage verlaufen, nicht ohne Einfluss bleiben konnte, beweist der Umstand, dass diese Venen ihre ursprüngliche Abflussbahn aufgegeben und eine neue in die V. azygos mündende entwickelt haben. Die Verschmelzung der Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen hat gegenüber dem früheren Stadium keine besonderen Fortschritte gemacht, die Verschmelzungsstelle erscheint auf dem Sagittalschnitte kreisrund.

Im Verlaufe des 15. Tages bis zum Beginne des 16. Tages verlängert sich nun, wie ich an Querschnittserien ersehe, die Verschmelzungsstelle bis nahe an die Mündungsstellen der V. ischiadicae caudalwärts und es erhält so auf diese Weise die V. iliaca interna communis jene Längenverhältnisse, welche sie auch beim erwachsenen Thiere noch aufweist. Diese ausgiebige Verschmelzung des Beckenabschnittes der hinteren Cardinalvenen hat nun, wie ich glaube, zur Folge, dass der linke Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene im Verlaufe des 15. Tages immer schwächer wird (*V.c.p.s*

Fig. 15 Taf. XXI) und schließlich an der Seite der Theilungsstelle der Aorta obliterirt. Der größte Theil der Vene aber bleibt, wenn nicht dauernd (was auch häufig vorkommt), so doch vorläufig noch erhalten, indem eine Vene, welche den M. psoas kreuzt und die von Krause (44) beim erwachsenen Kaninchen als V. ileo-lumbalis bezeichnet wurde, ihr Blut in diesen Rest des linken Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen ergießt, so wie die gleiche Vene auf der anderen Seite an entsprechender Stelle in den nunmehr erweiterten Urnierenabschnitt der rechten hinteren Cardinalvene, der jetzt die caudale Fortsetzung der hinteren Hohlvene darstellt, einmündet.

Die Venen der Urniere münden jetzt fast alle bei dem ältesten untersuchten Embryo vom 16. Tage jederseits in einen größeren Venenstamm, den wir nun als Vene der Urniere bezeichnen können. Der proximale Abschnitt dieser Urnierenvene (*U.V*) (Fig. 23 Taf. XXII, Fig. 15 Taf. XXI) ist nun, wie die Vergleichung jüngerer Stadien ergiebt, aus dem ventro-lateralen Schenkel unserer Cardinalveneninsel, der seine caudale Verbindung mit dem Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene aufgegeben hat, hervorgegangen. Diese Urnierenvene mündet dem entsprechend rechts in den Cardinalvenenabschnitt der hinteren Hohlvene, links dagegen in den Rest des Urnierenabschnittes der Cardinalvene, und kreuzt während ihres Verlaufes in sehr schiefer Richtung den Ureter an seiner ventralen Seite. Urnierenvenen, welche vom caudalen Ende der Urnieren herkommend, in die V. iliaca interna communis münden, sind am 16. Tage nicht mehr deutlich nachweisbar. Was die Lumbalvenen anbelangt, so zeigen dieselben in diesem Stadium schon ein dem definitiven ähnliches Verhalten. Ich finde vier Lumbalvenen jederseits, welche sich zu gemeinschaftlichen Stämmen, den V. lumbales communes vereinigen und in den Cardinalvenenabschnitt der hinteren Hohlvene münden. Der craniale Rest des hinteren Cardinalvenenabschnittes ist noch in derselben Lage wie vorher, dorsal von der Nebenniere erhalten und stellt ein ansehnliches Gefäß dar, welches jetzt jedoch nicht mehr als gemeinsame Abzugsbahn für segmentale Venen dient, es hat sich nämlich auch die 12. Intercostalarterie von ihm abgelöst und an den Wurzelast der V. azygos angeschlossen, sondern das Blut einer neuentstandenen, von dem lateralen Theil der dorsalen Bauchwand quer vor dem M. psoas medianwärts ziehenden Vene ableitet. Diese Vene, welche auch beim erwachsenen Kaninchen gefunden wird, hängt in diesem Entwicklungsstadium mit einer Vene der Lendenwirbelsäule zusammen, aber diese Lumbalvene ist viel schwächer als

die weiter caudalwärts folgenden. Die linke Nebennierenvene ist zu einem ganz kurzen Stämmchen geworden und nähert sich so den Verhältnissen des ausgebildeten Thieres. Die V. renales haben an Mächtigkeit bedeutend zugenommen. Eben so hat die V. iliaca interna communis nahezu jene Längenverhältnisse erreicht, die sie auch beim Erwachsenen besitzt, ihre direkte Fortsetzung caudalwärts bilden die beiden schwachen V. caudales.

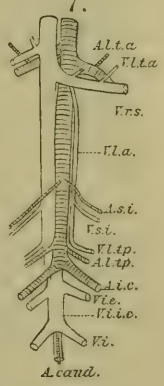
Die Verhältnisse der hinteren Hohlvene und ihrer Äste beim erwachsenen Kaninchen sind von KRAUSE (44) kurz und im Allgemeinen richtig geschildert worden, doch möchte ich bezüglich einiger die Äste der Cava betreffender Punkte der Beschreibung KRAUSE's Einiges hinzufügen. KRAUSE giebt an, dass die V. cava inferior sechs Lumbalvenen aufnehme. Ich habe nie mehr als deren fünf gezählt, die erste (schwächste) entsprach dem ersten Lendenwirbel und mündete entweder in die V. cava oder in das der rechten Nebenniere anliegende Endstück der V. lumbalis transversa (siehe weiter unten), von den vier anderen bedeutend stärkeren V. lumbales communes besaß die zweite zwei Äste, von denen der eine dem zweiten, der andere dem dritten Lendenwirbel entsprach, und mündete an der Grenze zwischen den beiden genannten Wirbeln in die Hohlvene ein. Die folgenden entsprachen den einzelnen Lendenwirbeln und mündeten auch in der Höhe derselben in die Hohlvene. Die V. lumbales communes zeigen jedoch sehr häufig Abweichungen von dem geschilderten Verhalten, was bei der späten Gewinnung ihrer Mündung in die Hohlvene nicht Wunder nehmen kann. Linkerseits in die V. renalis, rechts entweder in die V. renalis oder in den Winkel, den dieses Gefäß mit der Hohlvene bildet, mündet eine ziemlich mächtige Vene ein, welche ich als V. lumbalis transversa anterior bezeichnen möchte[1]. Dieses Gefäß setzt sich aus einem cranialwärts aufsteigenden und einem caudalwärts absteigenden Aste, welche sich am lateralen Rande oder an der ventralen Fläche des M. psoas vereinigen, zusammen und kreuzt diesen Muskel in querer Richtung. Der aufsteigende Ast dieser Vene verläuft so wie der absteigende am lateralen Rande des M. psoas und sammelt sein Blut aus Venenzweigen, die den Bauchmuskeln entstammen, von denen zwei dem

[1] Ich vermuthe, dass dies das Gefäß ist, welches KRAUSE (44, pag. 277) als V. lumbalis I bezeichnet.

N. lumbalis I und dem N. lumbalis II entlang verlaufen. Der absteigende Ast verbindet sich, indem er den N. intercostalis XII an seiner Dorsalseite kreuzt, mit der dem caudalen Rande der XII. Rippe entlang verlaufenden V. intercostalis XII, während er dort, wo er den N. intercostalis XII kreuzt, eine diesen Nerven begleitende Vene aufnimmt, die aber natürlich nicht als Intercostalvene aufzufassen ist[1].

Krause beschreibt ferner (l. c. pag. 277) als ein variables Vorkommen eine V. lumbalis ascendens sinistra, die in den Vereinigungswinkel der V. cava inferior mit der V. renalis sinistra einmündet. Sie verläuft an der linken Seite der Aorta vor dem M. psoas minor. In der Höhe des siebenten Lumbalwirbels biegt sie lateralwärts und abwärts zum M. iliacus, aus dessen Substanz sie Äste aufnimmt. Diese Vene, für welche ich den Namen, welchen ihr Krause beigelegt hat, annehme, wobei ich jedoch ausdrücklich bemerken muss, dass sie der V. lumbalis ascendens des Menschen in keiner Weise entspricht, fand ich nahezu in der Hälfte der von mir untersuchten Kaninchen. Ihre Wurzel ist (vgl. nebenstehendes Schema 7) jene Vene, welche Krause als V. ileolumbalis bezeichnet, der ich jedoch den Namen V. lumbalis transversa posterior beilege und die in der Regel nicht, wie Krause angiebt, in die V. iliaca externa mündet. Rechterseits sehe ich sie bei allen untersuchten Kaninchen in die V. cava in der Höhe einmünden, in der sie in dem Fall, welchen nebenstehendes Schema darstellt, in die V. lumbalis ascendens umbiegt. Die V. lumbalis transversa posterior bezieht ihr Blut vorwiegend aus den Bauchmuskeln und nimmt zwei Venenzweige auf, die vom lateralen Rande des M. psoas herkommend den dritten und vierten Lumbalnerven begleiten. Ist die V. lumbalis ascendens in der geschilderten Weise vorhanden, dann mündet in sie die V. sper-

7.

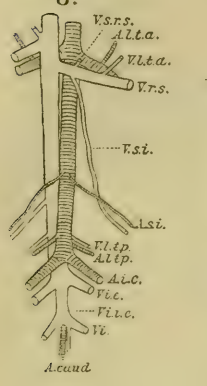


[1] Dieser V. lumbalis transversa anterior entspricht eine Arterie, die Krause fälschlich als A. intercostalis XII bezeichnet und deren absteigenden Ast er A. abdominalis lateralis (mit dem aufsteigenden Ast unserer Vene verlaufend) nennt. Ich würde diese Arterie als A. lumbalis transversa anterior bezeichnen. Ihr den N. intercostalis XII begleitender Ast ist nämlich nicht die A. intercostalis XII. Die XII. Intercostalarterie geht als letzte in der Reihe wie die anderen Intercostalarterien von der Aorta ab und verläuft, begleitet von der V. intercostalis XII, angeschlossen an den caudalen Rand der XII. Rippe.

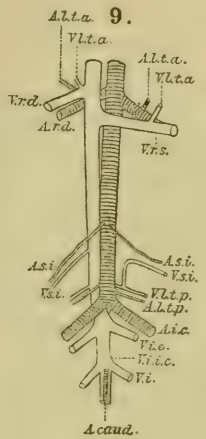
matica interna (*V.s.i*) in derselben Höhe oder um Weniges weiter caudalwärts wie die V. spermatica interna der rechten Seite in die V. cava inferior einmündet.

In den Fällen, wo eine V. lumbalis ascendens in der geschilderten Weise nicht vorhanden ist, mündet die V. spermatica sinistra entweder in den Winkel zwischen V. renalis sinistra und V. cava inferior und macht dabei, wie dies auch KRAUSE beschreibt und wie dies nebenstehendes Schema 8 zeigt, einen schiefen Verlauf über die ventrale Fläche des M. psoas, oder aber sie biegt in der Höhe der Mündung der rechten V. spermatica in die V. cava inferior, oder etwas caudalwärts von dieser Stelle, caudalwärts um (vgl. nebenstehendes Schema 9) und mündet in die V. lumbalis transversa posterior an der linken Seite der Aorta, diese Vene kreuzt hierauf die Aorta an ihrer Dorsalseite, um gegenüber der rechten V. lumbalis transversa posterior in die V. cava inferior einzumünden. Die gleiche Mündung besitzt diese Vene natürlich auch in dem in Schema 8 dargestellten Falle.

8.



9.



Diese drei so eben geschilderten verschiedenen Befunde erklären sich sehr einfach aus der Entwicklungsgeschichte. Ist eine V. lumbalis ascendens, wie oben beschrieben wurde, vorhanden, so sehen wir in dem Gefäße einen Rest des Urnierenabschnittes der linken hinteren Cardinalvene, in welchen die V. lumbalis transversa posterior und die V. spermatica interna einmünden. Im zweiten Falle ist das Stück des Cardinalvenenrestes zwischen Mündung der V. lumbalis transversa und der V. spermatica interna geschwunden, wesshalb die V. lumbalis transversa posterior mit der V. cava posterior dorsal von der Aorta in Verbindung treten musste. Im dritten Falle endlich ist der von der Mündung der V. spermatica sinistra cranial gelegene Theil des Cardinalvenenrestes geschwunden, und der zwischen Mündung der V. spermatica und der V. lumbalis transversa posterior gelegene Theil ist, nachdem sich die letztere Vene wie in dem früheren Falle mit der V. cava inferior verbunden hat, zum absteigenden Theil der V. spermatica interna sinistra geworden. Dass

natürlich, je nachdem die Strömungsverhältnisse in einem erhalten gebliebenen Stücke der hinteren Cardinalvene sich ändern, diese Gefäßstrecke aus ihrer ursprünglichen Richtung abgelenkt werden müsse, ist leicht verständlich und erklärt so den schiefen Verlauf einer in den Mündungswinkel zwischen V. cava inferior und V. renalis sinistra mündenden V. spermatica sinistra.

Bezüglich der V. iliaca externa und der V. iliaca interna communis habe ich der Beschreibung Krause's nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Fassen wir somit kurz zusammen, welche Theile des embryonalen Venensystems in das Venensystem des ausgebildeten Thieres übergehen, so ergiebt sich Folgendes. Von der V. cardinalis dextra posterior erhält sich der proximale Abschnitt von ihrer Mündung in den Ductus Cuvieri (später V. cava superior sinistra) bis zum achten Brustsegment als Stamm der V. azygos. Vom achten Brustsegment an caudalwärts ist die V. azygos eine sekundäre Bildung, dies ist auch an der topographischen Beziehung der V. azygos cranial und caudal vom achten Brustsegment zu erkennen. Der caudale Abschnitt der rechten V. cardinalis bleibt, nachdem er seine Lage zum Ureter geändert hat, als Cardinalvenenabschnitt der hinteren Hohlvene von der Einmündung der V. renales an caudalwärts erhalten. Der proximale Abschnitt der hinteren Hohlvene zwischen Mündung der V. renales und dem Herzen besteht wieder aus zwei genetisch verschiedenen Theilen, einem proximalen, hervorgegangen aus dem gemeinsamen Mündungsstück der V. omphalo-mesenterica und V. umbilicalis dextra, welches eine Zeit lang als Fortsetzung des Ductus venosus Aranzii imponirt, und einem caudalen, den ich schon früher (32) als selbständig entstehenden Hohlvenenabschnitt bezeichnet habe, der gewissermaßen eine Anastomose zwischen Cardinalvenen und proximalem Abschnitte der hinteren Hohlvene darstellt. Von der linken hinteren Cardinalvene erhält sich in der Brustregion in der Regel nichts, in der Bauchregion aber entweder die ganze Strecke zwischen V. lumbalis transversa posterior und V. renalis sinistra, oder aber eine Strecke als Fortsetzung der V. spermatica sinistra (vgl. oben pag. 586). Der Beckenabschnitt der Cardinalvenen ist durch Verschmelzung in die V. iliaca interna communis umgewandelt. Der Schwanzabschnitt der Cardinalvenen ist als V. caudalis (sacralis media) entweder einer- oder beiderseits erhalten.

Entwicklung der hinteren Hohlvene bei der Katze.

Die Entwicklung der hinteren Hohlvene und der V. azygos wurde bei Katzenembryonen von folgenden Dimensionen untersucht: Nr. 1, gesammte Länge 8,5 mm, Kopflänge 6 mm, Nr. 2, 9 mm ges. L., 6,5 KL., Nr. 3, 9,4 ges. L., 6,8 KL., Nr. 4, 12 mm ges. L., Nr. 5, 16 mm ges. L., Nr. 6, 30 mm ges. L., Nr. 7, 36 mm ges. L. Es ergeben sich rücksichtlich der Hohlvenenbildung keine wesentlichen Verschiedenheiten von den Verhältnissen beim Kaninchen.

Bei Nr. 1 wurden Verhältnisse der hinteren Hohlvene vorgefunden, wie sie der Fig. 18 vom Kaninchen ziemlich entsprechen. Die Stelle, an welcher die beiden Äste der hinteren Hohlvene mit den hinteren Cardinalvenen in Verbindung treten, befindet sich in der Höhe der 11. Thorakalwirbelanlage. Die Nierenanlage befindet sich genau ventral von der A. iliaca communis. Ein etwas jüngerer Embryo, dessen Dimensionen leider nicht gemessen wurden, zeigt Verhältnisse der hinteren Hohlvene, wie sie der Fig. 17 von Kaninchen entsprechen. Bei Nr. 2 ist die hintere Hohlvene bereits mächtiger geworden, sie verbindet sich rechts in der Höhe des 12., links in der Höhe des 11. Thorakalsegmentes mit den Cardinalvenen. Diese sind bereits unterbrochen und lässt sich ihr cranialer Abschnitt an einer Sagittalschnittserie bis über den 7. Intercostalraum, dessen Vene noch in ihn einmündet, hinaus verfolgen. Über die 8. Intercostalvene konnte, was ihre Mündung anlangt, nichts Sicheres ermittelt werden. V. intercostalis 9, 10 und die folgenden münden in den hinteren Cardinalvenenabschnitt, und zwar 9. und 10. Intercostalvene in den cranialwärts von der Verbindung mit der hinteren Hohlvene befindlichen Theil desselben. Das vordere Ende der Urniere reicht in diesem Stadium bis zur Höhe des 3. Thorakalsegmentes. Die Niere hat die A. iliaca communis passirt und berührt dieselbe nur noch mit ihrem caudalen Pol. Dies hat eine Verdrängung des benachbarten Abschnittes der hinteren Cardinalvenen und der in sie mündenden segmentalen Venen zur Folge, wie sie ähnlich auch für das Kaninchen beschrieben wurde. Nr. 3 weist Nr. 2 gegenüber noch keine wesentlichen Unterschiede auf. Auch bei Nr. 4 liegen die Verhältnisse, was den cranialen Abschnitt der hinteren Cardinalvenen anlangt, noch ähnlich wie bei Nr. 2 und 3. Doch befindet sich das craniale Ende der Urniere mit der Anlage des Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges bereits in der Höhe des 5. Thorakalsegmentes, hat sich also gegenüber Nr. 2 um zwei

Segmente caudalwärts verschoben, was auch in dem caudalwärts gerichteten Verlaufe der 4., 5. und 6. Intercostalvene zum Ausdrucke kommt, während die 7. Intercostalvene mit der 6. gemeinsam mündet und daher senkrecht zur Richtung der Cardinalvene verläuft. Die Verbindung der Hohlvene mit den hinteren Cardinalvenen befindet sich in der Höhe des 14. Thoracolumbalsegmentes, hat also ebenfalls eine Verschiebung in der Richtung caudalwärts erlitten. Die Nierenanlage ist cranialwärts weiter gewandert und berührt die A. iliaca communis nicht mehr. Dem entsprechend ist auch der anlagernde Abschnitt der hinteren Cardinalvene stärker ventro-lateralwärts verdrängt.

Bei Nr. 5 zeigt sich gegenüber den früheren Stadien eine Verlängerung des cranialen Abschnittes der hinteren Cardinalvene. In diesem Stadium hat sich nämlich die Urniere noch weiter zurückgezogen, so dass ihr Kopfende jetzt in der Höhe der 7. Rippenanlage sich befindet. Der craniale Cardinalvenenrest reicht nun beiderseits nicht bloß bis zum 7. Intercostalraum, sondern in die Wurzel des Urnierengekröses hinein noch über zwei weitere Segmente caudalwärts.

Wie diese sekundäre Verlängerung des vorderen Cardinalvenenrestes stattfindet, kann ich nicht mit voller Bestimmtheit angeben, doch macht es mir den Eindruck, als würde in dem durch eine Verkürzung des ganzen Organs bedingten Zurückweichen des cranialen Endes der Urniere das veranlassende Moment hierfür zu suchen sein. Da nämlich ein Theil des vorderen Cardinalvenenrestes an der Wurzel des Urnierengekröses verläuft, ist es wahrscheinlich, dass mit dem Zurückweichen dieses Organtheiles, dessen Venen noch in den vorderen Cardinalvenenrest einmünden, ein Ausgezogenwerden des letzteren stattfindet. Dass die Retraktion der Urniere nicht ohne Einfluss auf den cranialen Cardinalvenenrest bleibt, beweist schon der im Stadium Nr. 3 beobachtete, caudalwärts gerichtete Verlauf der 4., 5. und 6. Intercostalvene, sowie die Neugewinnung einer Abflussbahn der V. intercostalis 7, die ja ursprünglich nicht mit der V. intercostalis 6 zusammenmündet. Leider ist an der mir zu Gebote stehenden Sagittalschnittserie dieses Stadiums das Mündungsverhältnis der interessirenden Intercostalvenen nicht zu erkennen, und auch zwei Querschnittserien geben gerade an den kritischen Stellen keine genügende Aufklärung.

Dagegen ist an den weiter cranialwärts mündenden Intercostalvenen eine interessante Beziehung zum Grenzstrange des Sympathicus

zu konstatiren. Während nämlich in früheren Stadien die Intercostalvenen an der lateralen Seite und ventral vom Grenzstrang vorbeiziehend in die Cardinalvenen münden, bilden sie jetzt den Grenzstrang umfassende Inseln, welche das Übergangsstadium zum definitiven Verhalten darstellen.

Die Verbindung der beiden Äste der hinteren Hohlvene mit den hinteren Cardinalvenen befindet sich in der Höhe des 15. Thoracolumbalsegmentes. Es hat somit auch dieser Gefäßtheil dem früheren Stadium gegenüber neuerdings eine geringe Verschiebung caudalwärts erfahren, die offenbar mit einer Verkürzung der Urniere zusammenhängt. Die Niere dagegen ist cranialwärts weiter vorgerückt und liegt nun in der Höhe des 16. und 17. Thoracolumbalsegmentes. Sie hat durch ihr Vorrücken zwar eine bedeutende Verschiebung der 17. Thoracolumbalvene veranlasst, doch ist eine Anastomosenbildung zwischen den Lumbalvenen in der Nierengegend wie beim Kaninchen in diesem Stadium wenigstens nicht nachzuweisen. Die Thoracolumbalvenen 10, 11, 12 und 13 münden in einen gemeinsamen Stamm, der in caudalwärts gerichtetem Verlaufe in die dorsale Cirkumferenz des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene mündet.

Bei Nr. 6 reicht die Vene, welche oben als cranialer Rest der hinteren Cardinalvene bezeichnet wurde, bis zum 10. Thorakalsegment caudalwärts, hat sich also gegenüber Nr. 5 noch um ein weiteres Segment verlängert, hängt jedoch mit der Urniere nicht mehr zusammen, da das craniale Ende dieses Organs nämlich nur mehr bis in die Höhe des 12. Thorakalsegmentes sich erstreckt und dabei an einem ziemlich langen Gekröse befestigt ist.

Die Intercostalvenen verlaufen wie im ausgebildeten Zustande dorsal vom Grenzstrange des Sympathicus vorbei zu den Cardinalvenenresten der beiden Seiten. Bemerkenswerth sind in diesem Stadium Anastomosenbildungen, welche sich zwischen den beiden Cardinalvenenresten vor der 6., 7. und 8. Brustwirbelanlage entwickelt haben.

Der Ureter liegt linkerseits in einer Insel des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene, welche Insel sich etwa über die Länge eines Lumbalsegmentes erstreckt. Der dorsale Schenkel dieser Insel ist schwach, während der ventrale, der dorsalen Seite der Urniere entlang verlaufende Schenkel weiter ist. Die beiden Schenkel der Insel weichen dort aus einander, wo sich der Ast der hinteren Hohlvene mit der Cardinalvene in Verbindung gesetzt hat, und ver-

einigen sich wieder in einiger Entfernung kopfwärts von der A. iliaca communis. Rechterseits besteht eine solche Insel nicht mehr, indem die caudale Verbindung zwischen den beiden Schenkeln der Insel verloren gegangen ist. Auch ist das Kaliberverhältnis der beiden Schenkel ein umgekehrtes wie auf der linken Seite, der dorsale Schenkel, der nun das Hauptgefäß darstellt und das ganze Blut aus der rechten Beckenhälfte und der rechten Hintergliedmaße erhält, ist bedeutend stärker geworden, während der ventrale, der nur noch das Blut der Urniere ableitet, bedeutend schwächer erscheint. Nierenvenen habe ich in diesem Stadium noch nicht auffinden können.

In hohem Grade interessant gestalten sich die Verhältnisse der hinteren Hohlvene bei Nr. 6. Von diesem Stadium habe ich nur das System der hinteren Hohlvene untersucht und dabei Folgendes finden können. Eine mächtige V. lumbalis communis, die erste vom Kopfe her gerechnet, mündet rückläufig in die V. cava posterior, dort wo dieselbe die in zwei, den Ureter umgreifende Äste gespaltene Vene der rechten Niere aufnimmt. Um Weniges weiter caudalwärts mündet auch die zweite V. lumbalis communis, die nur ganz kurz ist und in gestrecktem Verlaufe von der Wirbelsäule herkommt, sowie die V. renalis sinistra, indem sie die Aorta an ihrer Dorsalseite kreuzt. Die V. renalis sinistra setzt sich so wie die dextra aus zwei den Ureter ihrer Seite umgreifenden Ästen zusammen. Der ventrale von den beiden Ästen besitzt jedoch auch noch einen mächtigen Abzugskanal gegen die hintere Hohlvene (die spätere normale V. renalis sinistra), der an der medialen Seite der linken Nebenniere vorbeiziehend, indem er dieses Organ passirt hat, die von der ventralen Oberfläche desselben kerkommende V. suprarenalis aufnimmt und dann die Aorta an ihrer ventralen Seite kreuzt, um in die V. cava posterior einzumünden. Von der Urniere herkommend, mündet die Vene dieses Organs linkerseits in den ventralen Abzugskanal der V. renalis sinistra, rechterseits in die V. cava posterior etwa in derselben Höhe. Verfolgt man die V. cava posterior von der Mündung der rechten Urnierenvene caudalwärts weiter, so erkennt man an den Querschnitten, dass sie sich dort, wo die V. lumbalis communis III in sie einmündet, von der rechten Seite der Aorta auf deren dorsale verschiebt, und dass ihr Querschnitt dabei Biskuitform annimmt. Das so gelagerte Gefäß wird nun im weiteren Verlaufe nach rückwärts von zwei auf einander folgenden Lumbalarterienpaaren durchbohrt und zeigt auch in seinem Inneren deutliche Spuren davon, dass es durch Verschmelzung aus zwei entlang der Aorta ge-

legenen Gefäßstämmen hervorgegangen ist, indem sich in seinem Inneren eine der Medianebene entsprechende, unvollständige Scheidewand vorfindet. Die V. lumbales IV bilden keinen gemeinsamen Stamm, sondern es mündet jede Vene mit zwei Schenkeln ein, die zusammen den Grenzstrang des Sympathicus umfassen, so dass ein Schenkel dorsal, der andere lateral vom Grenzstrange sich befindet. Cranialwärts vom 7. Lumbalarterienpaar sondert sich die Hohlvene in zwei Venen, die beiden V. iliacae communes. In diese mündet von außen herkommend eine Vene ein, welche der V. lumbalis transversa posterior (vgl. weiter unten) des erwachsenen Thieres entsprechen dürfte. Von der Innenseite her mündet in die V. iliaca communis die V. caudalis, welche sich mit dem gleichen Gefäße der Gegenseite in höchst unregelmäßiger Weise verbindet und sich caudalwärts in ein Gefäß verfolgen lässt, welches einmal rechts, einmal links, einmal wieder dorsal von der A. caudalis gefunden wird, ja streckenweise dieses Gefäß sogar umscheidet. Das Verhalten der V. cava posterior, welches, wie dies aus dem Folgenden hervorgehen wird, in diesem Stadium sehr viel Ähnlichkeiten mit den bei Ornithorhynchus paradoxus beobachteten Verhältnissen aufweist, hatte mich anfänglich so sehr überrascht, dass ich glaubte, abnormale Verhältnisse vor mir zu haben, doch überzeugte mich die Untersuchung eines gleich alten und eines etwas jüngeren 24 mm langen Embryo, bei denen die Verhältnisse ganz ähnlich lagen wie bei Nr. 6, dass das geschilderte Entwicklungsstadium ein Zwischenstadium zwischen dem des Embryo Nr. 4 und dem definitiven Verhalten darstellt.

Bei dem ältesten untersuchten Embryo (Nr. 7) ergaben sich bezüglich des Gebietes der hinteren Hohlvene keine wesentlichen Verschiedenheiten mehr von den beim erwachsenen Thiere zu konstatirenden Verhältnissen.

Die hintere Hohlvene des erwachsenen Thieres bildet sich wie beim Menschen durch den Zusammenfluss der beiden V. iliacae communes. Doch zeigt die Zusammenflussstelle hier eine andere Lage; während nämlich die V. iliaca communis sinistra beim Menschen die A. sacralis media an deren ventraler Seite kreuzt, liegt bei der Katze die V. iliaca communis sinistra und im Anschluss an sie die Zusammenflussstelle mit der Vene der Gegenseite dorsal vom Truncus hypogastrico sacralis. Diese eigenthümliche Lage der V. iliaca communis und der Wurzel der hinteren Hohlvene bildet bei der Katze die Regel, doch bin ich im Besitze einer Querschnittserie durch die betreffenden Körperpartien eines Katzen-Embryo von 36 mm Länge,

bei welchem die V. iliaca communis sinistra, wie beim Menschen, ventral von der A. (sacralis media) caudalis gelegen ist. Umgekehrt fand ich aber auch beim Menschen einmal (das betreffende Präparat wird im Museum der beiden Wiener anatom. Institute aufbewahrt) einen Fall, in welchem die V. iliaca communis sinistra dorsal von der A. sacralis verlief. Allerdings standen in diesem Falle beide V. iliacae durch eine schwache, ventral von der A. sacralis media rein quer verlaufende, die V. sacralis media aufnehmende Vene mit einander in Verbindung und schickten außerdem zwei Lumbalvenen der linken Seite ihr Blut durch eine an der linken Seite der Aorta absteigende Vene in die V. iliaca communis sinistra, so dass also außer der abnormen Lage der V. iliaca auch noch andere Abweichungen vorhanden waren.

Es unterscheidet sich somit die V. iliaca communis sinistra der Katze durch die Lagebeziehungen ihres Endstückes von der des Menschen und vieler anderer Säugethiere. Ähnlich gelagert wie bei Felis domestica fand ich die V. iliaca communis sinistra und die Wurzel der hinteren Hohlvene bei Felis leo, Felis pardus, Galictis vittata, Herpestes (Sp.?), Arctocephalus gilispii, Cervus elaphus, Capra ibex. Bei Talpa europaea, welcher keinen Truncus hypogastrico-sacralis besitzt, liegt die Vene dorsal von der A. sacralis media (caudalis). Eine ähnliche Lagerung des Endstückes der V. iliaca communis sinistra dürfte jedoch zweifelsohne noch bei vielen anderen Säugern vorkommen[1].

Das Wurzelstück der V. cava posterior liegt bei der Katze somit dorsal von der Aorta und etwas nach rechts hin verschoben. Folgen wir der Vene cranialwärts, so schiebt sie sich immer mehr an der Seite der Aorta vor und kommt schließlich ganz an deren rechte Seite zu liegen, um endlich so wie beim Menschen die A. renalis dextra an ihrer ventralen Seite zu überkreuzen und nach kurzem Verlauf in den Lobus descendens der Leber einzudringen. Die V. iliaca communis setzt sich jederseits aus der V. iliaca externa und interna zusammen. In die V. iliaca externa mündet von außen her eine Vene, welche der V. ileo-lumbalis des Menschen zu vergleichen wäre, sie begleitet eine A. ileo-lumbalis, welche mit der A. glutaea superior von einem gemeinschaftlichen Stamme abgeht. In die Mündungsstelle der V. iliaca interna mündet jederseits eine V. caudalis. Beide V. caudales lassen sich eine kurze Strecke weit

[1] So bei Lutra nach Meckel's (78) Beschreibung (l. c. pag. 329).

zu beiden Seiten der A. caudalis weiter verfolgen, schieben sich hierauf an die Dorsalseite dieses Gefäßes, verschmelzen dort mit einander und umhüllen noch weiter caudalwärts die ganze A. caudalis, von der nur an einzelnen Stellen durch Lücken in ihrem Venenmantel die Arterienwand durchschimmert. In die V. iliaca communis mündet dann weiter, kurz vor ihrer Zusammenmündung mit dem Gefäße der anderen Seite, jederseits eine kleine, die letzte Lumbalarterie begleitende Vene ein.

In den Stamm der V. cava posterior münden drei V. lumbales communes ein, die dem 4., 5. und 6. Lumbalarterienpaare entsprechen. Die dem 3. Lumbalarterienpaar entsprechende V. lumbalis communis mündet, indem sie ventral von den betreffenden Lendenwirbeln caudalwärts verläuft, in die erste von den drei eben erwähnten V. lumbales communes ein. Eine dem 2. Lumbalarterienpaare entsprechende V. lumbalis communis finde ich nicht, dagegen eine dem 1. Lumbalarterienpaare entsprechende, welche den Wurzelast der V. azygos darstellt.

In der Höhe des Abgangs des 6. Lumbalarterienpaares von der Aorta geht von diesem Gefäß eine Arterie ab, welche ich als A. lumbalis transversa posterior bezeichne, weil sie in querer Richtung die ventrale Fläche des M. psoas kreuzt, um mit zwei Ästen, einem cranial- und einem caudalwärts ziehenden, an die Bauchmuskeln, diese versorgend, herantritt. Sie wird jederseits von einer aus zwei Ästen sich zusammensetzenden Vene begleitet, die rechts direkt, links, nachdem sie die Aorta an ihrer Dorsalseite gekreuzt hat, in die V. cava posterior einmündet. Diese Vene nenne ich, entsprechend der Arterie, V. lumbalis transversa posterior. Rechterseits mündet weiter in der Höhe des 4. Lumbalarterienpaares die V. spermatica dextra ein. In der Höhe der 3. Lumbalarterien münden die beiden Nierenvenen, von denen die rechte kürzer und schwächer ist als die linke. In die linke V. renalis mündet die V. spermatica sinistra ziemlich nahe der Niere, und die ganze V. renalis verläuft nun schief cranialwärts, weil die linke Niere weiter caudalwärts gelegen ist als die rechte. Wie beim Kaninchen existirt auch bei der Katze eine V. lumbalis transversa anterior, doch mündet diese hier, nachdem sie sich in die ventrale Seite jeder Nebenniere eingebettet und die Venen dieses Organs aufgenommen hat, in die V. cava posterior, und zwar rechts, weil die rechte Nebenniere weiter cranialwärts gelegen ist als die linke, weiter cranialwärts als links. Die V. azygos mündet in gewöhnlicher Weise in der Querschnittsebene des Köpfchens der

5. Rippe in die V. cava anterior. Sie wurzelt in der ersten V. lumbalis communis und verläuft zuerst bis zum 10. Brustwirbel dorsal von der Aorta, von hier an aber an der rechten Seite dieses Gefäßes, an ihrer Dorsalseite gekreuzt von den Intercostalarterien der rechten Seite. In den ersten Abschnitt ihres Verlaufes münden die Intercostalvenen 11—13 beider Seiten, in den zweiten Abschnitt die Intercostalvenen 5—13 sowie mittels gemeinsamen Stammes die V. intercostales 3 und 4 der rechten Seite. Linkerseits sammelt eine Vene, ich will sie V. hemiazygos (anterior) nennen, mittels einer an der Seite des M. longus colli herabziehenden Längsanastomose das Blut der 2.—4. Intercostalvene, so weit dasselbe nicht durch die Wirbelvenen abströmt. Diese V. hemiazygos zieht in schiefer Richtung, bedeckt von der Pleura mediastinalis, von der Wirbelsäule an der lateralen Seite der A. subclavia vorbei kopfwärts und mündet in die V. anonyma sinistra.

Welche Beziehungen bestehen nun zwischen diesen definitiven Verhältnissen und den bei den untersuchten Embryonen konstatirten? Was zunächst die V. azygos anbelangt, so unterliegt es keinem Zweifel, dass diese Vene bis zur Mündung der 8. Intercostalvene sicher aus einem Theile der V. cardinalis posterior dextra hervorgegangen ist. Aber auch in ihrer Verlaufsstrecke von der 8. Intercostalvene bis zur 10. scheint mir aus den an meinen Embryonen gemachten Befunden hervorzugehen, dass sie keine sekundäre Bildung in dem Sinne sei, dass sich im Anschluss an den Rest der Cardinalvene eine neue Venenbahn in der gleichen Lage zur Aorta, wie sie die Cardinalvene inne hatte, entwickelt habe, sondern es scheint vielmehr aus diesen Befunden hervorzugehen, dass mit dem Zurückweichen der Urniere der mit dem Kopfende derselben in Verbindung gebliebene Cardinalvenenrest ausgezogen wurde und dass sich an denselben die dadurch in seinen Bereich gelangenden Intercostalvenen 8—10, die wegen des caudalwärts Rückens der Urniere ihren Abfluss in den hinteren Cardinalvenenabschnitt aufgeben mussten, sekundär angeschlossen haben. Nachdem die Urniere sich über das 10. Thorakalsegment zurückgezogen und sie sich von der hinteren Bauchwand immer mehr abgeschnürt hatte, musste dann auch die Verbindung ihrer Venen mit dem Cardinalvenenrest (der späteren V. azygos) aufhören. Dass dagegen der Abschnitt der V. azygos von der Mündung des 10. Intercostalvenenpaares caudalwärts, der, wie erwähnt, dorsal von der Aorta gelagert ist, als eine vollkommen

sekundäre Bildung angesehen werden muss, wird wohl kaum angezweifelt werden können.

Der Rest der linken hinteren Cardinalvene scheint bis auf ein ganz kleines Stück, welches in das Gefäß übergeht, welches ich V. hemiazygos (anterior) genannt habe, vollständig zu Grunde zu gehen, wesshalb die Intercostalvenen der linken Seite von dem fünften an caudalwärts sich an die V. azygos anschließen. Die Grenze des aus der V. cardinalis posterior sinistra hervorgegangenen Abschnittes der V. hemiazygos lässt sich jedoch gegen den aus dem Endstück der V. cardinalis anterior hervorgegangenen, in dem sich der Blutstrom, nachdem der Ductus Cuvieri sinister zwischen Herz und Mündung der V. cardinalis posterior obliterirt war, umgekehrt hatte, nicht bestimmen.

Bezüglich der hinteren Hohlvene kann so ziemlich dasselbe gesagt werden wie beim Kaninchen. Wir können genetisch an der hinteren Hohlvene dieselben drei Abschnitte unterscheiden wie dort. Was nun den Theil anbelangt, der aus dem Urnierenabschnitt der rechten hinteren Cardinalvene hervorgeht, ergeben sich doch einige wichtige Differenzen, auf die ich hier näher eingehen möchte. Wie beim Kaninchen entwickelt sich auch bei der Katze in dem Urnierenabschnitte beider Cardinalvenen eine Insel, durch welche der Ureter passirt, doch scheint diese Insel etwas länger zu sein als beim Kaninchen und cranialwärts bis nahe an die Stelle heranzureichen, an welcher später die Nierenvenen einmünden. Der ventrale Schenkel dieser Insel wird, nachdem er caudalwärts von dem dorsalen Schenkel sich abgelöst hat, zunächst zu einer Vene, die das Blut der Urniere und der Geschlechtsdrüsen aufnimmt, nach dem Schwunde der Urniere aber zur V. spermatica. Der dorsale Schenkel der Insel wird zum Hauptgefäß, welches nun von der Urniere, so weit ich gesehen habe, keine größeren Zweige mehr aufnimmt. Die Art und Weise nun, in welcher sich von den Nierenvenen an ein unpaarer Stamm der hinteren Hohlvene entwickelt, ist von der beim Kaninchen beobachteten Art und Weise wesentlich verschieden. Die beiden gegenüber dem Ureter verlagerten Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen scheinen sich nämlich von dem 3. Lumbalarterienpaare an caudalwärts bis zum 7. dorsal von der Aorta an einander zu lagern und mit einander zu verschmelzen, worauf die Strecke der linken Vene zwischen der Mündung der linken Urnierenvene (später V. spermatica sinistra) und dem cranialen Ende der verschmolzenen Abschnitte zu Grunde geht (vgl. Nr. 6), so dass nun die rechte allein

das Blut aus diesem durch Verschmelzung der beiden Venen entstandenen Gefäßabschnitte abzuleiten hat. Durch diesen Vorgang wird ein wenn auch ganz kurzer Gefäßabschnitt, welcher früher Urnierenabschnitt der linken hinteren Cardinalvene war, zwischen V. renalis sinistra und Mündung der V. spermatica sinistra zur Fortsetzung des letzteren Gefäßes. Nun scheint aber weiterhin auch der Theil des Urnierenabschnittes der linken hinteren Cardinalvene, welcher mit dem Gefäße der rechten Seite verschmolzen ist, bis auf eine kurze Strecke zwischen 6. und 7. Lumbalarterienpaare zu Grunde zu gehen. Wie dies geschieht, habe ich wegen Mangels an geeigneten Zwischenstadien nicht konstatiren können, dass ein solcher Vorgang aber Platz greifen muss, scheint mir aus den Verhältnissen bei dem ältesten untersuchten Embryo und bei der erwachsenen Katze mit zwingender Nothwendigkeit hervorzugehen, denn da liegt die hintere Hohlvene in der kritischen Strecke rechts dorso-lateral von der Aorta und lateral von den Lumbalarterienpaaren. Es muss also der Theil von ihr, welcher im Stadium Nr. 6 links von der Medianebene lag, auf irgend eine Weise zu Grunde gegangen sein. Nur die caudalste Strecke der linken Vene muss in Verbindung mit der rechten Vene erhalten bleiben, weil auf die Weise die V. iliaca communis sinistra mit der Hohlvene in Verbindung bleibt.

Was die V. iliacae externae und internae anlangt, so möchte ich hier nachtragen, dass die V. iliaca interna so wie beim Kaninchen die Hauptvene ist, welche als Fortsetzung der V. ischiadica das Blut der Hintergliedmaße der hinteren Cardinalvene zuführt, erst in späteren Stadien kommt es zur Entwicklung der V. iliaca externa, die sich an die interna anschließt und, nachdem die V. ischiadica immer mehr an Kaliber abnimmt, zur Hauptvene der Extremität wird.

Das Verhalten der V. caudalis zur A. caudalis beim erwachsenen Thier ist aus einer unregelmäßigen Verschmelzung der beiden V. caudales, die schon im Stadium Nr. 6 zu erkennen ist, leicht zu erklären.

Vom Schafe habe ich Embryonen von 9 mm, 13 mm, 18 mm und 20 mm größter Länge untersucht. Bei dem jüngsten untersuchten Embryo von 9 mm Länge ist zwar das Hohlvenengekröse schon weit caudalwärts vorgerückt und es treten auch schon Gefäße von der Leber aus in dasselbe ein, doch ist ein als Anlage der hinteren Hohlvene zu deutender Gefäßstamm noch nicht zu erkennen. Die

hinteren Cardinalvenen zeigen ein, von dem beim Kaninchen und der Katze gefundenen, verschiedenes Lageverhältnis zur Urniere. Sie liegen nämlich zwar immer dorsal vom Urnierengang, scheinen aber, da die Urnierenschläuche sich zwischen sie und die Aorta hineingedrängt haben, mehr an die laterale Fläche der Urniere gerückt[1].

Der Embryo von 13 mm Länge bot recht ungünstige Verhältnisse der Blutfüllung seiner Gefäße dar. Trotzdem konnte ich folgende Verhältnisse feststellen. Eine V. cava posterior war bereits entwickelt, sie gelangte durch das Hohlvenengekröse an die hintere Rumpfwand. Hier bildete sie caudalwärts von der Abgangsstelle der A. omphalo-mesenterica von der Aorta eine median und ventral von der Aorta gelagerte Erweiterung, von der jederseits zwei mächtige Äste zwischen Aorta und Urniere dorsalwärts ziehend, mit den hinteren Cardinalvenen in Verbindung traten. Hierauf theilte sich die V. cava in zwei Äste, die neben einander knapp zu beiden Seiten der Medianebene eine kurze Strecke weit caudalwärts verliefen, um nach Abgabe von je zwei Verbindungsästen mit dem Gebiete der hinteren Cardinalvenen zu endigen.

Die hinteren Cardinalvenen selbst zeigten ein ganz merkwürdiges Verhalten. Sie bildeten zunächst nur mehr ganz weit kopfwärts einen einheitlichen Gefäßstamm, der aber schon im Kopfende der Urniere, und zwar hauptsächlich an der dorsalen und lateralen Fläche des Organs, in ein Venengeflecht zu zerfallen begann, welches weiter caudalwärts immer reichmaschiger zu werden schien, so dass weiter caudalwärts bald ein größerer, dorsal vom Urnierengang verlaufender Gefäßstamm nicht mehr zu erkennen war. In der Gegend, in welcher die Hohlvene in das Hohlvenengekröse eintritt, war dieses an der Dorsalseite der Urniere ausgebreitete Venennetz sehr zart und von dünnen Gefäßen gebildet, je näher man jedoch der Stelle rückte, an welcher die Hohlvenenäste zur Verbindung mit dem Cardinalvenengebiete abgingen, desto weiter wurden die Gefäße dieses Netzes, und besonders starke Venendurchschnitte

[1] Ich hatte dieses Entwicklungsstadium vom Schafe nicht gesehen, als ich die von Rathke (59) gegebene Beschreibung, die, nach dem was ich jetzt sehe, vollkommen zutrifft, als unzutreffend bezeichnet hatte (33), weil ich mir nach den Befunden an Kaninchen und an der Katze nicht vorstellen konnte, wie die Cardinalvenen an der lateralen Fläche der Urnieren gesehen werden könnten. Beim Schaf ist dies jedoch, besonders wenn die Venen stark blutgefüllt sind, in jungen Stadien, bei denen die hintere Hohlvene noch nicht gebildet ist, sehr wohl möglich.

wurden an dem Theil der dorsalen Urnierenfläche bemerkbar, die der Aorta benachbart lag. Aber auch an der ventralen Fläche der Urniere war hier eine nicht unbeträchtliche Gefäßausbreitung zu erkennen. Mit den stärkeren Ästen dieses dorsalen Venennetzes, welche der dorso-medialen Kante der Urniere anlagerten, traten die früher erwähnten Zweige der hinteren Hohlvene in Verbindung. Eine einheitliche hintere Cardinalvene war jedoch auch von dieser Verbindung an bis in die Nähe des caudalen Endes der Urniere in der für jüngere Schafsembryonen charakteristischen Lage nicht nachzuweisen. Erst am Schwanzende der Urniere fand sich eine solche Vene wieder vor.

Bei dem Schafsembryo von 18 mm Länge fanden sich Verhältnisse vor, die sehr an die des Katzenembryo Nr. 5 erinnerten. V. iliaca externa und interna vereinigten sich jederseits zu einem Gefäßstamm, der sich beiderseits der Aorta entlang fortsetzte und zuerst dorsal, dann dorso-medial vom Ureter verlief. Der Gefäßstamm jeder Seite nahm hierauf eine nicht unbedeutende Urnierenvene, die den Ureter an seiner ventralen Seite kreuzte, auf, und nun wendete sich das Gefäß der linken Seite unmittelbar caudalwärts von der A. mesenterica superior vor der Aorta nach rechts, um sich mit dem Gefäß der rechten Seite zum gemeinschaftlichen Stamme der hinteren Hohlvene zu vereinigen. In den gemeinsamen Stamm der hinteren Hohlvene mündete hierauf noch jederseits eine etwas kleinere Urnierenvene und eine von der Wirbelsäule zwischen Aorta und bleibender Niere herkommende Vene ein.

Als besonders auffallend möchte ich die hochgradige Abschnürung der Urniere von der hinteren Leibeswand in diesem Stadium hervorheben.

Über die vorderen Reste der hinteren Cardinalvenen sei erwähnt, dass sie bis an das Kopfende der Urniere, aus diesem noch Zweige aufnehmend, heranreichen und dass das linke Gefäß stärker ist als das rechte. Die Intercostalvenen umgreifen, Inseln bildend, den Grenzstrang. Es liegt also mit Rücksicht auf diese Venen ein ähnliches Übergangsstadium vor, wie wir es von der Katze beschrieben haben.

Bei dem 20 mm langen Schafsembryo ist gegenüber dem eben beschriebenen Stadium in so fern ein Fortschritt zu verzeichnen, als die beiden Wurzeläste der V. cava posterior, die wir mit Rücksicht auf gewisse beim Menschen beobachteten Varietäten ohne Weiteres als paarige hintere Hohlvenen bezeichnen können, caudalwärts von

der Stelle, wo die beiden A. iliacae internae aus einander weichen und ventralwärts von der A. sacralis media auf eine kurze Strecke weit mit einander verschmolzen sind, oder sich vielmehr durch eine kurze (der Breite der A. sacralis media entsprechend), weite Anastomose mit einander in Verbindung gesetzt haben. Rücksichtlich der Urnierenvenen ist ferner zu erwähnen, dass nur mehr eine größere Urnierenvene jederseits vorhanden ist, die in den paarigen Abschnitt der hinteren Hohlvene einmündet.

Die beim Schafe gemachten Befunde sind somit etwas fragmentarischer Natur und gestatten keinen vollkommen klaren Einblick in die Bildungsweise der hinteren Hohlvene bei diesem Thiere. Gleichwohl lässt sich schon aus der Ähnlichkeit der Verhältnisse bei den beiden älteren Entwicklungsstadien mit denen entsprechender Stadien des Kaninchens und der Katze der Schluss ziehen, dass die Bildung der hinteren Hohlvene beim Schaf principiell in ähnlicher Weise erfolge wie bei den beiden anderen Thieren, und dass die Verschiedenheiten, welche sich bei genauerer Untersuchung in Einzelheiten ergeben dürften, auf die ganz besonderen Verhältnisse der hinteren Cardinalvenen zur Urniere beim Schaf sich werden zurückführen lassen.

Über die Bildung der V. hemiazygos, welche beim ausgebildeten Schaf bekanntlich wie bei sehr vielen, vielleicht den meisten Wiederkäuern, direkt durch den Sinus coronarius cordis ihr Blut in die rechte Vorkammer ergießt, vermag ich nur so viel zu sagen, dass sie, abgesehen von ihrem Endstück, welches aus dem linken Ductus Cuvieri hervorgeht, zum Theil sicher ein Rest der linken hinteren Cardinalvene ist.

Bei einem Schweinsembryo von 21 mm Länge fand ich ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei dem ältesten untersuchten Schafsembryo, nur dass ein Zusammenhang zwischen den beiden hinteren Hohlvenen ventral von der A. caudalis noch nicht nachzuweisen war.

Leider war es mir nicht möglich, die Entwicklung des Systems der V. azygos und hemiazygos beim Schweine zu verfolgen und so die Angaben Rathke's (61) zu kontrolliren. Nur zahlreiche ältere Stadien standen mir zu Gebote, an denen ich erkennen konnte, dass zwar anfänglich (Embryo von 29 mm Länge) eine V. azygos vorhanden ist, dass diese aber später schwindet, während die gleichzeitig vorhanden gewesene V. hemiazygos, welche nach Obliteration des proximalen Abschnittes der vorderen Cardinalvene ihre Fortsetzung im linken Ductus Cuvieri findet, das Blut der früher in die

V. azygos mündenden Intercostalvenen übernimmt. Diese Beobachtung stimmt mit den Angaben RATHKE's überein. Was jedoch die übrigen Angaben RATHKE's anlangt, möchte ich mich, so lange keine Kontrolluntersuchungen am Schweine vorliegen, eines Urtheils enthalten und möchte nur darauf hinweisen, wie unwahrscheinlich es ist, dass an derselben oder nahezu an derselben Stelle, an welcher vorher die hintere Cardinalvene der linken Seite gelegen war, die nach RATHKE (61) bis auf das Stück zwischen Wirbelsäule (6. Intercostalraum) und Ductus Cuvieri zu Grunde gehen soll, nach der kürzesten Frist ein ganz ähnlich gelagertes Gefäß als Anastomosenkette zwischen den Intercostalvenen entstehen soll.

Über die Entwicklung der hinteren Hohlvene beim Menschen sind meine Erfahrungen, wie dies ja schon in der Natur der Sache gelegen ist, sehr spärliche. Zur Untersuchung der einschlägigen Verhältnisse standen mir folgende Embryonen zur Verfügung: und zwar in meinem Besitze befindlich Nr. 1 ein Embryo von 11 mm größter Länge und 9 mm Kopflänge von ausgezeichneter Konservirung[1], und einen zweiten Nr. 2 von der gleichen Länge, der bedeutend weniger gut erhalten war[2]. Weiter ein Embryo (Nr. 3) von 15,5 mm größter Länge und 10 mm Kopflänge[3]. Außerdem gestattete mir mein Freund, Prof. R. PALTAUF, die Benutzung zweier Querschnittserien durch menschliche Embryonen, von denen einer in der Entwicklung zwischen Nr. 2 und Nr. 3 steht, ich bezeichne ihn mit Nr. 4, und einen Nr. 5, der etwas weiter entwickelt ist als Nr. 3.

Bei Nr. 1 finde ich die hinteren Cardinalvenen noch ununterbrochen vom hinteren Körperende bis zu ihrer Mündung in die Ductus Cuvieri verlaufend, dabei liegen sie, so weit die Urniere reicht, an deren dorsaler Seite, die sie jedoch, wenn sie, wie dies bei Nr. 2 der Fall ist, sehr stark ausgedehnt sind, vollständig bedecken. Auffallend erschien mir bei diesem Embryo der Einfluss, welchen die Nebennierenanlage nicht nur auf den Verlauf der hinteren Cardinalvene, sondern auch auf die Urniere ausübt, indem sie in der Gegend der 5. und 6. Thorakalwirbelanlage, Urniere sowohl

---

[1] Ich verdanke ihn der Güte meines Freundes Dr. H. PETERS.

[2] Er wurde mir von Herrn Dr. ZEMANN gütigst überlassen.

[3] Derselbe wurde mir von Herrn Prof. Dr. R. CHROBAK in der liberalsten Weise zur Verfügung gestellt.

wie hintere Cardinalvene von der Wirbelsäule stark lateralwärts abdrängt. Die Wurzeln der hinteren Cardinalvenen werden in diesem Stadium gebildet von den beiden V. sacrales und von den V. ischiadicae, die wie bei anderen Säugethieren als Fortsetzung der Randvene des Fußes, dem fibularen (caudalen) Rande der hinteren Extremität folgend, mit den V. sacrales zusammenmünden und so die hinteren Cardinalvenen bilden. An ihrer Wurzel, also an der Stelle, an welcher die V. sacrales mit den V. ischiadicae zusammenmünden, stehen die beiden hinteren Cardinalvenen, ventral von der A. sacralis media, durch eine höchst unregelmäßig gestaltete Anastomosenbildung unter einander in Verbindung[1].

Sehr interessant ist Nr. 1 sowohl wie Nr. 2, weil bei beiden Embryonen die Hohlvene in ihrer ersten Anlage zu sehen ist. Bei Nr. 1 macht sich nämlich innerhalb der Leber, und das Gleiche gilt auch für Nr. 2, eine vom Ductus venosus Aranzii ausgehende Vene bemerkbar, die mit den übrigen Blutbahnen der Leber in ausgiebiger Verbindung stehend an der Ansatzstelle des Hohlvenengekröses caudalwärts zu verfolgen ist. Von dieser Vene sehe ich nun nahe dem caudalen Rande des Hohlvenengekröses, sowohl bei Nr. 1 als auch bei Nr. 2, als Fortsetzung derselben eine schwache Vene in das Hohlvenengekröse übergehen, welche bei Nr. 2 rasch verschwindet, während ich sie bei Nr. 1 an der Seite der A. coeliaca und der A. mesenterica superior vorbei, noch eine Strecke weit über die Abgangsstelle des letzteren Gefäßes hinaus rechterseits von der Mittellinie in dem Gewebe zwischen den beiden Urnieren caudalwärts verfolgen kann. Linkerseits sehe ich von der ventralen Fläche der linken Nebennierenanlage eine schwache Vene ausgehend, welche links ähnlich liegt wie die Fortsetzung der Hohlvene rechts, auch nahezu so weit caudalwärts reicht wie diese, aber keine Verbindung mit ihr erkennen lässt[2].

Die Nierenanlagen befinden sich bei Nr. 1 gerade im Begriffe, aus dem Becken emporzusteigen und lagern der ventralen Wand der

[1] Bei einem Embryo von 7 mm größter Länge (vgl. pag. 560), der von allen in meinem Besitze befindlichen menschlichen Embryonen am besten konservirt ist, ist eine Verbindung zwischen den beiden V. sacrales ventral von der A. sacralis media noch nicht nachzuweisen, auch ist die Distanz zwischen diesen beiden Venen relativ größer als bei Nr. 1.

[2] Da die Gefäße von Nr. 1 wenig gefüllt waren, wäre es wohl möglich, dass eine oder zwei Verbindungen zwischen den beiden Gefäßen vorhanden waren, aber nicht gesehen werden konnten, andernfalls müsste für das linke Gefäß eine selbständige Anlage angenommen werden.

A. iliaca communis innig an. Der Theil von ihnen, der die A. iliaca communis kopfwärts überragt, kommt an die mediale Seite des entsprechenden Cardinalvenenabschnittes zu liegen. Caudalwärts von der A. iliaca communis befinden sich die Cardinalvenen dorsolateral von der Nierenanlage. Der Embryo Nr. 4 ist verhältnismäßig schlecht erhalten und lassen sich an demselben leider nur die allergröbsten Verhältnisse und diese zum Theil auch nur unsicher erkennen. Deutlich wahrzunehmen ist, dass die hinteren Cardinalvenen noch ununterbrochen caudalwärts reichen. Weiter lässt sich erkennen, dass die schon ziemlich mächtige hintere Hohlvene durch das Hohlvenengekröse hindurch an die ventrale Fläche der rechten Nebennierenanlage gelangt und von hier aus an der Seite der A. mesenterica superior vorbeizieht und sich caudal von diesem Gefäße in zwei Äste theilt. Der rechte von diesen beiden Ästen setzt sich mit der V. cardinalis posterior deutlich in der Weise in Verbindung, wie dies für die Katze und das Kaninchen festgestellt wurde. Der linke Ast nimmt einen caudalwärts absteigenden Zweig von der ventralen Fläche der linken Nebenniere auf und scheint auch mit der linken V. cardinalis posterior in Verbindung zu treten, doch war dies mit voller Sicherheit nicht zu erkennen. Die Anlagen der bleibenden Nieren haben die A. iliacae communes zum größten Theil überschritten. Sie verdrängen die ihnen kopfwärts von den A. iliacae communes anlagernden Abschnitte der hinteren Cardinalvenen ventro-lateralwärts. Unmittelbar caudalwärts von der Theilungsstelle der Aorta und ventral von der A. sacralis media besteht eine mächtige Verbindung zwischen den beiden V. cardinales, in welche die beiden V. sacrales einmünden. Das Verhältnis der segmentalen Venen zu den einzelnen Cardinalvenenabschnitten konnte in keiner Weise festgestellt werden.

Nr. 3 ist leider wieder gerade in der uns besonders interessirenden Körpergegend nicht besonders gut erhalten. Gegenüber dem früheren Stadium ist vor Allem hervorzuheben, dass die Bahn der hinteren Cardinalvenen bereits unterbrochen ist. Die Nierenanlage ist bereits vollständig kopfwärts von den A. iliacae gelegen. Die Hohlvene ist mächtiger geworden wie in dem früheren Stadium und theilt sich caudal von der A. mesenterica superior in zwei Äste, die schief caudalwärts absteigen. Der rechte von diesen beiden Ästen nun theilt sich in zwei Äste, von denen der eine seiner Lage und seinem Verlaufe nach dem Urnierenabschnitte der V. cardinalis posterior dextra entspricht. Er liegt zwischen Nierenanlage und Ur-

niere, also ventral von dem ersteren Organ, welches sich gegenüber dem früheren Stadium ganz auf die Dorsalseite der Urniere geschoben hat. Der andere Ast wendet sich an der medialen Seite der Nierenanlage vorbei an deren dorso-mediale Seite und vereinigt sich mit dem ventral von der Nierenanlage verlaufenden Gefäße caudalwärts von diesem Organ wieder zu einem Stamme. Es ist kurz gesagt eine Inselbildung in dem Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene unter dem Einfluss der kopfwärts wandernden Nierenanlage entstanden, welche dieses Organ umgiebt.

Linkerseits ist zwar ein dem dorsalen Schenkel dieser Insel entsprechender, aus der Theilung des linken Hohlvenenastes, der auch die V. suprarenalis wie in dem früheren Stadium aufnimmt, erhalten, der zweite Ast des linken Astes jedoch, der dem ventralen Schenkel der Insel entsprechen sollte, verläuft nicht zwischen Niere und Urniere wie auf der rechten Seite, sondern liegt unmittelbar neben dem Ansatze des Gekröses in dem Gewebe dorsal und medial von der Urniere. Auch vereinigt sich dieses Gefäß caudalwärts nicht mit dem dorso-medial von der Niere verlaufenden Venenstamm, sondern verliert sich im Gewebe an der lateralen Seite der A. iliaca communis. Dieses Gefäß, welches ich übrigens nicht für ein normales Vorkommen halte, scheint an Stelle des ventral von der Nierenanlage verlaufenden Cardinalvenenabschnittes getreten und dieser verschwunden zu sein. Dass auch linkerseits eine Inselbildung der Cardinalvene um die Niere herum vorhanden gewesen sein muss, geht schon daraus hervor, dass der Beckenabschnitt der linken hinteren Cardinalvene, der wie im früheren Stadium mit dem Gefäße der anderen Seite durch eine breite Anastomose zusammenhängt, kontinuirlich in den dorsalwärts von der Niere verlaufenden Venenstamm übergeht.

Bezüglich der V. azygos und hemiazygos bei diesem Embryo sei erwähnt, dass die beiden Gefäße vollständig symmetrisch so gelagert wie die hinteren Cardinalvenen in früheren Stadien bis zum 10. Brustwirbel caudalwärts zu verfolgen sind, dass sie aber vom 9. Brustwirbel an an ihrer Ventralseite von der enorm mächtigen Anlage der Nebennieren[1] bedeckt werden. Auch hat dieses Organ das Kopfende der Urniere, welches sich somit schon sehr stark retrahirt hat, so weit lateralwärts abgedrängt, dass ein Zusammen-

[1] Die Anlage der Nebennieren bei den untersuchten menschlichen Embryonen ist so mächtig wie bei keiner anderen von mir untersuchten Säugerform.

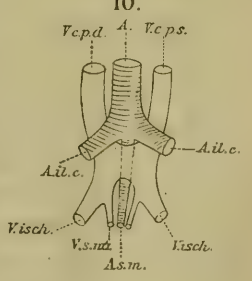
hang der V. azygos und hemiazygos mit den Venen dieses Organs nicht mehr bestehen kann.

Der geschilderte Befund lässt bedeutende Zweifel darüber aufkommen, ob, wie ich dies früher geglaubt habe, die V. azygos und hemiazygos beim Menschen, so weit sie die Lage einnehmen, welche früher die hinteren Cardinalvenen eingenommen haben, nämlich die Lage ventral von den Intercostalarterien und lateral von der Aorta in ihrer Totalität als Reste der hinteren Cardinalvenen aufzufassen sein werden.

Nr. 5 endlich bietet bezüglich der V. azygos und hemiazygos nahezu dieselben Befunde wie Nr. 3. Die Hohlvene zeigt dagegen einen geringen Fortschritt in der Entwicklung. Der ventrale Schenkel der in dem früheren Stadium wenigstens rechterseits noch vorhandenen Cardinalveneninsel steht nämlich caudalwärts mit dem dorsalen Schenkel nicht mehr in Verbindung und stellt nunmehr jederseits eine starke Urnierenvene dar, welche kopfwärts in die beiden Äste der hinteren Hohlvene einmündet. Der dorsale Schenkel der Insel, der nun alles Blut der Beckenregion der Hohlvene zuführt, ist nun zum Hauptgefäß geworden. Wir haben es somit bei dem vorliegenden Embryo mit jenem Zustande der hinteren Hohlvene zu thun, welchen wir als gedoppelte hintere Hohlvene bezeichnen können.

Caudalwärts von der Theilungsstelle der Aorta und ventral von der A. sacralis media besteht wie im früheren Stadium die Verbindung zwischen den beiden Beckenabschnitten der hinteren Cardinalvenen fort. Diese Verbindung ist, da die betreffenden Gefäßabschnitte einander sehr nahe liegen, eine in querer Richtung sehr kurze, in cranio-caudaler Richtung dagegen sehr breite und reicht caudalwärts bis an die Stelle heran, an welcher die V. ischiadicae einmünden, caudalwärts von dieser Verbindung liegen die Wurzeln der hinteren Cardinalvenen, die beiden V. sacrales (mediae) zu beiden Seiten der A. sacralis media. Es zeigt also das Venensystem dieser Gegend, wie dies aus nebenstehender schematischer Figur (10) hervorgeht, ein dem definitiven Zustand recht unähnliches Verhalten.

10.



Was die Verlaufsweise der Intercostalvenen anlangt, gilt dasselbe wie für das Kaninchen und die Katze. Bei Nr. 1, 2 und 3

verlaufen dieselben an der lateralen Seite des Grenzstranges vorbei, während sie ja später, wie allgemein bekannt, an der medialen Seite und dorsal vom Grenzstrang vorbeiziehend gefunden werden. Es muss demnach auch beim Menschen eine ähnliche Umlagerung der Intercostalvenen stattfinden wie bei den untersuchten Thieren.

Wenn demnach die an menschlichen Embryonen gemachten Befunde auch höchst lückenhafte sind, so geht aus denselben doch hervor, dass die hintere Hohlvene aus dem Endstücke der V. Aranzii (ursprünglich gemeinschaftliches Endstück der V. umbilicalis und der V. omphalo-mesenterica dextra) ihre Entstehung nimmt, durch die Leber und das Hohlvenengekröse hindurch an die hintere Bauchwand gelangt und von hier aus sich mit den beiden hinteren Cardinalvenen in Verbindung setzt, aus deren caudalem Abschnitt nun das Blut durch die hintere Hohlvene abfließen kann, was eine Unterbrechung in der Strombahn der V. cardinales posteriores und ein Selbständigwerden ihres kopfwärts gelegenen Abschnittes bedingt. Unter dem Einflusse der kopfwärts wandernden Nierenanlagen bildet sich hierauf um diese herum eine Insel des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen heraus, die der Inselbildung beim Kaninchen und der Katze vergleichbar, viel größere Dimensionen besitzt als bei diesen Thieren, so dass, wenn der ventrale Schenkel dieser Insel caudalwärts seine Verbindung mit dem dorsalen aufgegeben hat und zu einer das Blut der Urniere ableitenden Vene, der dorsale aber zur Hauptvenenbahn geworden ist, im Anschluss an diesen cranial und caudal nur wenig von dem ursprünglichen Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene erhalten bleibt.

Die Anastomosenbildung zwischen den beiden Beckenabschnitten der hinteren Cardinalvenen, ventral von der A. sacralis media, ist ein Vorgang, der mit der Bildung der V. iliaca communis beim Kaninchen eine gewisse Ähnlichkeit hat, sich aber von der Art und Weise, wie sich die beiden Cardinalvenen bei der Katze unter einander in Verbindung setzen, wesentlich unterscheidet. Aus Fig. 10 lassen sich endlich, so unähnlich die Verhältnisse in dem der Figur zu Grunde liegenden Stadium den fertigen Verhältnissen sind, die letzteren herauskonstruiren, wenn man sich die V. iliaca externa entstanden und kopfwärts von den V. ischiadicae mündend denkt, und wenn man sich vorstellt, dass in Folge der Verbreiterung des Beckens die quere Verbindung zwischen den beiden Beckenabschnitten der hinteren Cardinalvenen, aus welcher später die V. iliaca communis sinistra wird, in querer Richtung eine Verlängerung und

Schieflagerung, in cranio-caudaler Richtung aber eine relative Verschmälerung erfährt.

Dass die V. spermaticae aus den oben geschilderten Urnierenvenen hervorgehen, also in ihren Endstücken Reste der ventralen Schenkel der Cardinalveneninseln darstellen, ist wohl sehr wahrscheinlich, auch lässt sich leicht auf Grund der geschilderten Befunde eine Vorstellung darüber bilden, wie sich die definitiven Mündungsverhältnisse dieser Venen gestaltet haben dürften, nachdem die linke hintere Hohlvene zwischen V. iliaca communis sinistra und Mündung der V. spermatica sinistra zu Grunde gegangen war. Über den Ort, wo die Nierenvenen zur Entwicklung kommen, war auch an dem ältesten von mir untersuchten Embryo nichts Näheres zu erfahren, doch glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Nierenvenen ziemlich an derselben Stelle zur Entwicklung kommen wie beim Kaninchen, also etwa dort, wo sich seiner Zeit die Hohlvenenäste mit den hinteren Cardinalvenen in Verbindung gesetzt haben.

Über die Entwicklung der V. azygos und hemiazygos beim Menschen kann ich nur wenig aussagen, und scheint mir eine Untersuchung der Entwicklung dieser Venen dringend geboten. Wenn es auch kaum einem Zweifel unterliegen kann, dass ein großer Theil dieser beiden Venen aus den hinteren Cardinalvenen hervorgeht, so ist dies doch nach den oben erwähnten Verhältnissen der Nebennierenanlagen bei Nr. 3 und Nr. 5 für die Gefäßstrecke vom 8. oder 9. Brustwirbel an caudalwärts mindestens sehr zweifelhaft. Wenn ich daher auf Grund meiner Befunde an Kaninchenembryonen annehmen zu können glaubte, dass die V. azygos und hemiazygos der Säuger, so weit sie die Lage zur Aorta und den Intercostalarterien einnehmen, die für die hinteren Cardinalvenen in frühen Stadien charakteristisch ist, aus diesen Venen hervorgehen, so muss ich, nachdem ich einige Stadien der Entwicklung dieser Venen beim Menschen gesehen habe, sagen, dass sich die beim Kaninchen und bei der Katze gefundenen Verhältnisse vorläufig nicht ohne Weiteres verallgemeinern lassen und dass eine erneute genaue Untersuchung der einschlägigen Verhältnisse bei verschiedenen anderen Säugern und beim Menschen erst noch abgewartet werden müssen.

Immerhin ist es merkwürdig, dass die V. azygos und hemiazygos des Menschen auch in dem Abschnitt, der, wie wir gesehen haben, wahrscheinlich nicht aus der hinteren Cardinalvene hervorgeht, dieselbe Lage zur Aorta und den Intercostalvenen einnimmt

wie in frühen Stadien die V. cardinales[1], ja noch mehr, dass sich gewöhnlich die V. hemiazygos, das gleiche Lageverhältnis beibehaltend, bei der V. azygos kommt dies seltener vor, den Aortenschlitz des Zwerchfells passirt und sich mit der V. renalis ihrer Seite in Verbindung setzt[2]. Wie begreiflich, können diese Fortsetzungen der V. azygos und hemiazygos schon gar nicht als aus den Cardinalvenen hervorgegangen gedacht werden.

Vielleicht ist hier der Platz, auf das Verhältnis der V. azygos und hemiazygos zu den sogenannten V. lumbales ascendentes einzugehen. Gewöhnlich werden die V. lumbales ascendentes als die Bauchabschnitte der V. azygos und hemiazygos bezeichnet und dem System dieser Venen ohne Weiteres zugerechnet. Insbesondere hat Stark in seiner berühmt gewordenen Arbeit »De venae azygos natura etc.« (67) diesen Standpunkt vertreten, und scheint besonders seit dem Erscheinen dieser Arbeit die oben erwähnte Auffassung Platz gegriffen zu haben. Die V. lumbales ascendentes sind jedoch weder genetisch noch topographisch als die caudale Fortsetzung resp. die Wurzeln der V. azygos und hemiazygos zu betrachten. Ihrer Natur nach sind die V. lumbales ascendentes als Anastomosenketten zu betrachten, welche sich, an der V. iliaca beginnend, zwischen den Lumbalvenen und der 12. Intercostalvene[3] entwickelt haben. Diese Anastomosenketten liegen beiderseits ventral von den Processus costarii, liegen also, wenn die Annahme, dass diese Fortsätze als Rippenrudimente zu betrachten sind, richtig ist, subcostal, während V. azygos und hemiazygos subvertebral gelegen sind. Verfolgt man daher die V. azygos oder hemiazygos caudalwärts, so muss man, um an die V. lumbalis ascendens zu gelangen, vor dem 12. Brustwirbel rechtwinklig von der Richtung des ersteren Gefäßes abweichen, lateralwärts der Richtung der 12. Intercostalvene bis zum Köpfchen der 12. Rippe folgen, um hier neuerdings im rechten Winkel in die Richtung der V. lumbalis ascendens überzugehen (vgl. die vorzüglichen Abbildungen von Breschet (7) [pl. 2, 3. Livraison]). Wird also von Wurzeln der V. azygos und hemiazygos in der Bauchhöhle gesprochen, so können darunter nur die subvertebral neben

[1] Vgl. auch J. Müller (53).

[2] Rechterseits wird auch manchmal eine ähnlich gelagerte Verbindung mit der V. cava inferior beobachtet.

[3] Manchmal erstreckt sich diese Anastomosenkette auch noch bis zur 11. Intercostalvene cranialwärts.

der Aorta, den Aortenschlitz des Zwerchfells passirenden oben erwähnten Venen verstanden werden.

Der Erste, welcher sich mit der Entwicklung des Venensystems der Säuger eingehender beschäftigt hat, war Rathke. Seine erste Arbeit über diesen Gegenstand (59) erschien im Jahre 1830 und behandelt die Verhältnisse bei Schafsembryonen. Nach der von Rathke in dieser Abhandlung niedergelegten Darstellung zeigen junge Schafsembryonen zwei vordere und zwei hintere Hohlvenen, welche mit den Gefäßen identisch sind, welche Rathke später als Cardinalvenen bezeichnet. Die rechte hintere Hohlvene (Cardinalvene) soll aus dem Zusammenflusse mehrerer kleiner Stämme aus dem Schwanze und den Hinterbeinen entstehen, während die linke Vene aus dem hinteren Ende der sogenannten falschen Niere hervorgehen soll. Vordere und hintere Hohlvenen (Cardinalvenen) sollen sich jederseits zu einem Stamme vereinigen (Ductus Cuvieri) und der rechte dieser beiden Stämme soll den Lebervenenstamm aufnehmen. Beide Stämme sollen sich hierauf vereinigen (wir sehen in dieser Vereinigung den Sinus venosus) und mittels eines kurzen gemeinsamen Stammes in die obere Wand der Vorkommer einmünden. Die Veränderungen, die sich nach Rathke in der Folge am Venensystem abspielen sollen, sind nun folgende. Vor Allem verkürzt sich der gemeinschaftliche Stamm für sämmtliche vier Hohlvenen (Cardinalvenen) und verschwindet gänzlich (man ersieht daraus, dass Rathke die Einbeziehung des Sinus venosus in den Vorhof gesehen hat), so dass die beiden ihn zusammensetzenden Venenstämme (*D.C*) neben einander in den Vorhof münden. Hierauf soll sich der rechte der beiden Venenstämme (*D.C*) ebenfalls verkürzen, bis die beiden ihn zusammensetzenden Venenstämme an den Vorhof heranrücken und schließlich getrennt von einander in den Vorhof einmünden. Weiter sollen ihre Einmündungen in Folge des Wachsthums der Vorhöfe allmählich aus einander rücken.

Bezüglich der linken hinteren Hohlvene (Cardinalvene) beschreibt Rathke, dass sie sich zur V. hemiazygos entwickele, die beim Schafe und beim Schweine direkt in den rechten Vorhof einmünden. Ihr Bauchabschnitt soll sich angeblich verengern und verkürzen und als kleiner Überrest in der Nähe des Zwerchfells zurückbleiben. Über die Verbindung der beiden vorderen Hohlvenen (Cardinalvenen) unter

einander und die auftretenden Folgeerscheinungen giebt Rathke eine zutreffende Schilderung. Die rechte hintere Hohlvene (Cardinalvene) soll nun weiterhin ihre Lage zur rechten falschen Niere in der Weise ändern, dass sie mehr an die Innenseite dieses Organs, also der linken falschen Niere näher zu liegen kommt als früher, so dass zwei Äste dieses Organs in sie übergehen können. Zwei ähnliche Äste verbinden die rechte falsche Niere mit der bleibenden hinteren Hohlvene.

In einer 1832 erschienenen Arbeit liefert Rathke (60) einige diese Mittheilungen ergänzende Angaben. Pag. 82 giebt er an, dass beim Schwein die Veränderungen im Gebiete des Venensystems sich langsamer vollziehen und er daher bei 1″ langen Embryonen eine mäßig starke Vene als stärksten Wurzelast der V. hemiazygos aus dem vorderen Ende der falschen Niere hervorgehen gesehen habe. Nochmals wird hier die Schilderung der Lageveränderung der rechten hinteren Hohlvene (Cardinalvene) gegeben, die dadurch zur bleibenden hinteren Hohlvene wird. An Schweinsembryonen will Rathke gesehen haben, dass die Lageveränderung des vorderen Abschnittes der hinteren Hohlvene rascher vor sich gehe als die des hinteren Abschnittes, indem der erstere schon zwischen beiden falschen Nieren gelegen sei, während der letztere sich noch an ihrem oberen inneren Rand befand. Es wird weiter die Entstehung der beiden Venenzweige der falschen Niere beschrieben und angegeben, dass die Venen der wahren Nieren in den vorderen Venenzweig einmünden. Die hintere Vene der falschen Nieren, welche auch Zweige aus dem Hoden oder Eierstock aufnehme, wird stärker und es entwickelt sich aus ihr die V. spermatica, während die vordere bis auf eine kleine Strecke, die zur Fortsetzung der V. renalis umgebildet wird, schwindet.

Wie aus diesen auszugsweise wiedergegebenen Angaben hervorgeht, hat Rathke schon gelegentlich seiner ersten Arbeit manche Vorgänge bei der Entwicklung des Venensystems richtig erfasst und beschrieben. Die Bildung der hinteren Hohlvene jedoch hat er ganz unrichtig dargestellt. Wie ich oben schon erwähnt habe, ist das, was Rathke hintere Hohlvene nennt, gleichbedeutend mit dem, was er später als hintere Cardinalvene bezeichnet, eine Bezeichnung, welche seit Rathke gebräuchlich ist. Rathke lässt also in seiner ersten Abhandlung die bleibende hintere Hohlvene ihrer ganzen Länge nach aus der rechten hinteren Hohlvene (Cardinalvene) hervorgehen, die nach seinen Angaben auch ein anderes Ursprungsgebiet hätte als die linke. Auf diese mit dem Vorkommen einer V.

azygos (die allerdings beim ausgebildeten Schaf und Schwein fehlt, wodurch Rathke zu seinem Irrthum verleitet worden sein mag) nicht in Einklang zu bringende Darstellung der Entwicklung der hinteren Hohlvene hat denn auch Stark (67) hingewiesen, indem er gezeigt hat, dass bei Schafsembryonen (l. c. pag. 26 und 27, Tab. II Fig. 6 und 8) neben der hinteren Hohlvene eine V. azygos vorkomme.

Stark ist der Erste, welcher angiebt, dass das Endstück der V. omphalo-mesenterica später zum Endstücke der V. cava inferior werde und dass die Strecke der Hohlvene zwischen Leber und Nieren mit dem Auftreten dieser Organe selbständig zur Entwicklung komme. Über die Entwicklung des Abschnittes der Hohlvene zwischen Cruralvenen und Nieren sagt Stark, wisse man noch nichts, doch nimmt er an, dass sich die beiden Cruralvenen am 5. Lendenwirbel zu einem gemeinschaftlichen Stamme vereinigen, der dann die Endstrecke der V. cava inferior bilde. Stark ist aber selbst wieder in einem bedeutenden Irrthum verfallen, indem er annahm, dass die V. azygos und hemiazygos mit den V. lumbales ascendentes ihrer ganzen Länge nach embryonale Gefäße seien, die er mit dem, was wir heute hintere Cardinalvenen nennen, vollständig identificirt, so dass nach ihm auch noch einzelne andere Autoren den Ausdruck V. azygos und V. hemiazygos als synonym dem Ausdrucke hintere Cardinalvenen gebrauchen.

Wie es scheint, waren es die Argumente Stark's, welche Rathke bei seiner im Jahre 1838 abgefassten, am besten gekannten und überall angeführten Arbeit (61) beeinflusst und ihn veranlasst hatten, die Entwicklung der hinteren Hohlvene in einer Stark's Anschauung entsprechenden Weise darzustellen. Leider hat Rathke in dieser seiner letzten Arbeit über das Venensystem weder die Gründe angegeben, welche ihn veranlasst hatten, seine ältere Anschauung zu verlassen, noch auch gesagt, ob die Arbeit Stark's einen Einfluss auf die Änderung seiner Anschauungen ausgeübt habe. Die neueren Angaben Rathke's über die Entwicklung der hinteren Hohlvene sind so bekannt, dass ich mich bei ihrer Besprechung kurz fassen kann. Rathke lässt die hintere Hohlvene von der Leber an ihrer ganzen Länge nach als unpaaren Stamm sich entwickeln und caudalwärts von den Nieren mit den beiden Cardinalvenen, dort wo in dieselben V. cruralis und hypogastrica einmünden, durch zwei Äste, die beiden V. iliacae, in Verbindung treten. Bei $6\frac{1}{2}'''$ langen Schafsembryonen sah Rathke die hintere Hohlvene zuerst. Sie soll von der Leber aus zur Oken'schen Brücke sich entwickeln und hierauf zwei

Äste, von denen ein jeder an dem inneren Rande eines Wolff'schen Körpers entlang caudalwärts läuft und viele Zweige aus diesem Organ, einen Zweig aber auch ganz vorn von der Niere (?) aufnimmt, entsenden. (Die beiden Zweige der Hohlvene sind wahrscheinlich die auch von mir beim Kaninchen, der Katze und dem Menschen [vgl. Nr. 1 pag. 602] gesehenen ersten Zweige der Hohlvene.) Darauf wächst der Stamm noch über seinen Theilungswinkel hinaus und vereinigt sich, wie oben erwähnt, mit den hinteren Cardinalvenen, nachdem er noch jederseits einen Ast vom Wolff'schen Körper (die nachmalige V. spermatica) aufgenommen hat. Über den Ort, von welchem die hintere Hohlvene auswächst, macht Rathke dieselben Angaben wie Stark.

Aus den gemachten Angaben gehen wohl zur Genüge die Differenzen zwischen meinen und Rathke's älteren und neueren Angaben über die Bildung der hinteren Hohlvene bei Säugern hervor und scheint es mir überflüssig, des Näheren auf diese Differenzen einzugehen. In hohem Grade bemerkenswerth ist das, was Rathke über die Entstehung der V. azygos und V. hemiazygos, die er als V. vertebrales bezeichnet, sagt. Es sollen sich nach seinen Angaben (l. c. pag. 16) innerhalb des Thorax jederseits wie bei Vögeln und Schlangen dicht neben den Körpern der Wirbel zwischen den einzelnen Intercostalvenen und dem Ende der sogenannten vorderen Vertebralvenen eine Anastomosenkette entwickeln, die als zarter Venenkanal von der Lendengegend bis zum Halse reichen soll. (Rathke hat diese Anastomosenkette schon bei einem angeblich dreiwöchentlichen Schweinsembryo gesehen.) Auch sollen zwischen den beiden Anastomosenketten quere Anastomosen von den Wirbelkörpern entstehen, die später wieder zum Theil schwinden. Beim Schweine sollen sich nun zunächst alle Intercostalvenen der linken Seite mit Ausnahme der sechsten, sowie alle der rechten Seite mit Ausnahme der dritten bis achten oder zehnten von den Cardinalvenen ablösen, und der hinter jenen Gefäßen befindliche Theil der Cardinalvenen soll nun spurlos zu Grunde gehen. Links soll sich dann weiter zwischen vorderster Intercostalvene und vorderer Hohlvene eine Anastomose entwickeln, die zum Abflussgefäß der vorderen Vertebralvene und des Längsanastomosenstammes (V. vertebralis posterior minor) zwischen den fünf vordersten Intercostalvenen werde, die sich allmählich von ihrer Cardinalvene ablösen. Der übrige Theil der linken Längsanastomose mit dem Mündungsstücke der 6. Intercostalvene, dem Rest der Cardinalvene und dem von der V. jugularis

abgelösten Ductus Cuvieri bilde einen Stamm, die V. hemiazygos, die sämmtliche V. intercostales, von der sechsten angefangen, nach rückwärts aufnimmt und direkt in die rechte Herzkammer mündet. Rechterseits soll sich eine V. vertebralis posterior minor aus der Anastomosenkette der drei vordersten Intercostalvenen bilden. Die V. azygos (V. vertebralis posterior major) werde aus dem vordersten Theile der rechten V. cardinalis und dem hinter diesem gelegenen Theile der Längsanastomosenkette gebildet, während die Längsanastomose zwischen der 3.—8. oder 10. Intercostalvene wieder verschwinden soll. V. vertebralis posterior major und minor sollen mittels gemeinschaftlichen Stammes in den Ductus Cuvieri münden. Beim Schwein münde übrigens die V. vertebralis posterior minor direkt in die vordere Hohlvene. Später sollen sich dann die Queranastomosen vom 6. oder 8. Brustwirbel an ausweiten und das Blut der betreffenden Intercostalvenen in die V. hemiazygos hinüberbefördern, während die V. azygos in diesem Theile schwindet.

Diese Beschreibung der Entwicklung der von Rathke sogenannten Vertebralvenen bei Säugern enthält manche Punkte, die nach meinen Befunden beim Kaninchen und der Katze eine erneute Untersuchung der Entwicklung dieses Systems gerade an den Untersuchungsobjekten Rathke's als sehr wünschenswerth erscheinen ließen. Vor Allem scheint mir die Angabe des Nebeneinanderbestehens der hinteren Cardinalvenen und einer Längsanastomosenkette zwischen den Intercostalvenen sehr einer Bestätigung zu bedürfen. Da ich jedoch weder Schweins- noch Schafsembryonen aus den entsprechenden Entwicklungsstadien in genügender Zahl auf das Verhältnis der V. azygos und V. hemiazygos genauer untersuchen konnte, so kann ich natürlich auch kein sicheres Urtheil über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Angaben Rathke's abgeben.

Die Bezeichnung hintere Vertebralvenen für das wohl zum größten Theil aus den Resten der hinteren Cardinalvenen, nur zum geringen Theil sekundär entstandene System der V. azygos und V. hemiazygos einzuführen, scheint mir nicht gerechtfertigt zu sein, denn mit den hinteren Vertebralvenen der Reptilien lassen sich diese Gefäße, auch was ihre Lage anlangt, nicht in eine Parallele stellen.

Jedenfalls bildet die Untersuchung der Entwicklung des Systems der V. azygos und hemiazygos eine der schwierigeren Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, da auf die Entwicklung und Umbildung dieses Systems die verschiedenartigsten Faktoren, wie die Retraktion

der Urnieren, die Entstehung des Zwerchfells, die Ausdehnung der Pleurahöhlen unter dem Einfluss der wachsenden Lungen und die Entwicklung der an der ventralen Seite der Wirbelsäule bis in die Brustregion reichenden Muskulatur, wie des M. Psoas und des M. longus colli, ihren Einfluss geltend zu machen scheinen.

Vergleichend-anatomische Bemerkungen über die hintere Hohlvene der Säugethiere[1].

Bei Kaninchenembryonen vom Ende des 12. Tages finden wir Verhältnisse der hinteren Hohlvene vor, wie sie an die bei Sauropsidenembryonen beobachteten Zustände, die sich dort längere Zeit erhalten, erinnern. Die an der medialen Seite der Urniere verlaufenden Äste der hinteren Hohlvene entsprechen wohl ohne Zweifel den V. revehentes der Urniere bei Embryonen der Sauropsiden, doch kommt es bei den untersuchten Säugerembryonen nie zur Entwicklung eines vollständig ausgebildeten Pfortaderkreislaufes der Urniere wie bei Sauropsidenembyronen. Dass es weiterhin bei Säugerembryonen nie zur Entwicklung auch nur von ähnlichen Zuständen kommen kann, wie wir sie bei ausgebildeten Reptilien vorfinden, geht schon aus den veränderten Beziehungen zwischen Meso- und Metanephros hervor. Wir werden demnach auch nicht daran denken dürfen, dass wir bei niederen Säugern Verhältnisse vorfinden werden, die auch nur entfernt an Reptilienzustände erinnern könnten. Jedenfalls aber dürfen wir annehmen, dass bei den Vorfahren der Säuger ähnliche Zustände bestanden haben wie bei Sauropsidenembryonen, worauf auch schon die Entwicklung der an der medialen Seite der Urnieren verlaufenden Äste der hinteren Hohlvene bei jungen Säugerembryonen hindeutet, Äste, die bei den untersuchten Formen nie einen höheren Grad der Entwicklung erlangen und späterhin spurlos verschwinden, da sie, indem sich die hintere Hohlvene mit den Cardinalvenen in Verbindung setzt, ihre Bedeutung für die Abfuhr des Blutes aus den Urnieren verlieren.

Der Hauptunterschied in der Entwicklung der hinteren Hohlvene bei Reptilien und Säugern besteht somit in der bei letzteren sich

[1] Über die hintere Hohlvene der Säugethiere fand ich in der Litteratur nur sehr wenige verwendbare Angaben vor, und gerade über diejenigen Ordnungen, welche, wie die Marsupialier und Monotremen, auch rücksichtlich der hinteren Hohlvene das meiste Interesse beanspruchen würden, scheint in dieser Richtung gar nichts bekannt geworden zu sein.

entwickelnden Verbindung zwischen hinterer Hohlvene und den hinteren Cardinalvenen, welche zur Folge hat, dass das Pfortadersystem der Urniere zu bestehen aufhört. Da auch bei Vögeln eine derartige Verbindung in ähnlicher Weise und unter den gleichen Folgeerscheinungen sich entwickelt, wird wohl der Gedanke erweckt, dass hier wie dort ähnliche ursächliche Momente, die vielleicht in der vollständigen Scheidung von Körper und Lungenkreislauf zu suchen sein werden, die durch die oben erwähnte Verbindung vermittelte Rückbildung des Pfortaderkreislaufes der Urniere veranlasst haben könnten.

Wenn wir also niedere Formen in dem Zustande der hinteren Hohlvene bei Säugern aufzufinden hoffen konnten, so mussten dieselben Zustände dieses Gefäßes ähnlich oder auf dieselben beziehbar sein, wie sie etwa in der Ontogenese des Kaninchens vom 13. Tage an, also nachdem sich die für die Säuger charakteristische Verbindung zwischen hinterer Hohlvene und Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvenen herausgebildet hatte, wiederkehren. Eine Form der Hohlvenenbildung, wie sie uns bei Kaninchenembryonen vom 13. Tage entgegentritt, nämlich Fortsetzung der hinteren Hohlvene caudalwärts in die beiden Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen, ohne dass diese ihre Beziehungen zur Nierenanlage oder dem Ureter geändert hätten, was sich, nachdem die Nieren bis in die Ledengegend aufgestiegen sind, dadurch manifestiren müsste, dass der Ureter beiderseits zwischen Aorta und Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene an der dorsalen Seite des letzteren Gefäßes vorbei zur Niere gelangen und in dieser Verlaufsweise den Weg, welchen die Niere auf ihrer Wanderung kopfwärts eingeschlagen hat, angeben würde, hätte man bei der einen oder der anderen Säugerform aufzufinden gewärtigen können[1]. Doch war es andererseits auch wieder nicht sehr wahrscheinlich, dass sich ein Zustand dauernd hätte erhalten können, durch den der Ureter unter recht ungünstige Existenzbedingungen gebracht werden musste.

Schon viel mehr Wahrscheinlichkeit hatte es für sich, die Erwartung, eine Hohlvenenform zu finden, bei der jederseits noch eine Cardinalveneninsel um den Ureter herum erhalten war, erfüllt zu sehen. Und in der That fand ich in der Regel bei Erinaceus europaeus Verhältnisse vor, welche sich aus dem Erhaltenbleiben der

[1] Ich fand jedoch diese Form nur als Varietätenbildung bei der Katze, worüber später berichtet werden soll.

beim Embryo sich ausbildenden Cardinalveneninsel erklären. Ich habe ungefähr zehn Igel injicirt und bei den meisten derselben, und zwar bei den Weibchen immer schöner, weil die betreffenden Gefäße weiter waren als beim Männchen, folgendes in der Figur 24 (Taf. XXIII) wiedergegebenes Verhalten konstatiren können.

Verfolgt man die hintere Hohlvene von der Leber an caudalwärts, so sieht man, wie sie zuerst die rechte Nebennierenvene, hierauf die rechte V. renalis aufnimmt, um sich unmittelbar darauf in zwei Äste zu theilen. Diese beiden Äste können als rechte und linke hintere Hohlvene bezeichnet werden. Die rechte hintere Hohlvene liegt in der Fortsetzung des Hohlvenenstammes an der rechten Seite der Aorta, die linke hintere Hohlvene kreuzt in querer Richtung die vordere Fläche der Aorta und biegt hierauf caudalwärts um, um links neben der Aorta dieselbe Lage einzunehmen wie das Gefäß der rechten Seite. An der Abbiegungsstelle münden in die linke V. cava posterior die V. suprarenalis, die V. renalis und die V. spermatica interna sinistra, während die V. spermatica dextra gewöhnlich in einiger Entfernung von der V. renalis dextra in die V. cava posterior dextra einmündet. Beide V. cavae entstehen durch den Zusammenfluss der V. iliacae externae und internae. Von diesen beiden Gefäßen ist das letztere gewöhnlich schwächer als das erstere und hängt mit demselben weiter distalwärts durch eine Anastomose zusammen. In die V. iliaca interna jeder Seite mündet eine V. sacralis media, doch kann auch, wie in dem der Figur 24 zu Grunde liegenden Präparate, nur eine V. sacralis media vorhanden sein, in welchem Präparate auch noch eine schwache Queranastomose zwischen beiden V. iliacae vor der A. sacralis media vorhanden war. Als V. iliaca communis wäre die an der Seite der A. iliaca communis befindliche Wurzelstrecke jeder V. cava posterior zu bezeichnen, doch ist sie gegen das letztere Gefäß hin in keiner Weise deutlicher abgegrenzt. Dort, wo die V. iliaca externa in sie übergeht, mündet eine Vene ein, welche als zweite Abflussbahn der V. spermatica aufgefasst werden kann, so dass das Blut der beim Igelweibchen besonders mächtigen V. spermatica, die auch einen großen Theil des Uterusvenenblutes ableitet, zwei Möglichkeiten des Abflusses besitzt. Außerdem ist aber auch die Möglichkeit vorhanden, da dies durch Klappen nicht verhindert wird, dass Blut aus den V. iliacae durch die, durch die beiden Abflussschenkel der V. spermaticae gegebene Nebenbahn (vgl. Fig. 24) in die V. cava posterior dextra et sinistra befördert wird. Es besteht somit beim Igel

in vielen Fällen eine Inselbildung in dem paarigen Abschnitte der V. cava posterior, und diese Insel wird (vgl. Fig. 24 *U*) vom Ureter passirt. In den ventral vom Ureter verlaufenden Schenkel der Insel aber mündet die V. spermatica interna ein. Linkerseits ist die Insel gewöhnlich etwas größer als rechterseits.

Wenn es nun schon für mich nicht zweifelhaft war, dass ich es in dieser Inselbildung mit einem Residuum jener normal während der Entwicklung auftretenden Inselbildung im Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen zu thun hätte, so war es mir doch interessant zu erfahren, warum gerade beim Igel der ventrale Schenkel dieser Inselbildung so häufig erhalten bleibt. Ich untersuchte desshalb einige Igelembryonen und fand bei dem ältesten untersuchten Embryo, bei dem ich nach der Entwicklung der äußeren Körperform annähernd definitive Verhältnisse aufzufinden erwartet hätte (der Embryo hatte eine Länge von 12 mm), Verhältnisse vor, wie sie etwa einem 13tägigen Kaninchenembryo entsprochen hätten. Trotzdem nämlich die schon verhältnismäßig großen bleibenden Nierenanlagen ihre definitive Lage einnahmen und trotzdem sie bereits deutlich Venen und Arterien erhielten, war doch noch die ursprüngliche Bahn des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen vollkommen erhalten und von einer Inselbildung an demselben keine Spur zu sehen. Die V. cava posterior theilt sich nämlich bei diesem Embryo unmittelbar caudalwärts von der A. mesenterica superior in zwei Zweige, die, nachdem sie die aus dem Nierenhilus hervortretenden Nierenvenen aufgenommen haben, sich der ventralen Fläche der Niere ihrer Seite anlegen und so zwischen Niere und Urniere zu liegen kommen, aus welch letzterem Organ, welches übrigens schon stark zurückgebildet ist, sowie aus der Geschlechtsdrüse sie Zweige aufnehmen. Caudalwärts kommen dann die beiden Venen, nachdem sie den caudalen Pol der Nieren passirt haben, an die Dorsalseite der A. iliaca communis zu liegen. Der Ureter passirt den breiten Zwischenraum zwischen Aorta und Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvenen. Offenbar kommt es beim Igel sehr spät zur Ausbildung des beim Kaninchen und der Katze verhältnismäßig viel früher auftretenden dorsalen Schenkels der Cardinalveneninsel, so dass in Folge dessen der ventrale Schenkel stabiler werden und sich Zeitlebens erhalten kann.

Manchmal allerdings ist der ventrale Schenkel dieser Insel beim erwachsenen Thiere auch nicht mehr vollständig nachweisbar, wie ich dies bei zwei Exemplaren auf einer Seite (links) sehen konnte.

In dem einen Falle mündete die V. spermatica sinistra in die V. iliaca, in dem anderen Falle dagegen an der Mündungsstelle der V. renalis in die V. cava posterior sinistra. In einem weiteren Falle war der ventrale Schenkel der Insel auf beiden Seiten unvollständig und die V. spermatica mündete rechts in die V. iliaca, links in die V. cava posterior sinistra an der Einmündungsstelle der V. renalis sinistra. In diesem Falle haben wir es mit einer sogenannten doppelten hinteren Hohlvene zu thun, wie sie, wie weiter unten gezeigt werden soll, auch bei anderen Säugethieren zur Beobachtung kommt. Endlich ist mir ein Exemplar von Erinaceus europaeus unter die Hände gekommen, bei welchem sich merkwürdigerweise die Verhältnisse ähnlich weiter entwickelt haben mussten wie beim Menschen, indem bei diesem Exemplar nur eine rechts von der Aorta gelagerte V. cava posterior vorhanden war, die aus dem Zusammenfluss einer die A. sacralis media an ihrer ventralen Seite kreuzenden V. iliaca communis sinistra und einer weniger schief verlaufenden V. iliaca communis dextra entstand. Die V. spermatica dextra mündete in diesem Falle in die V. iliaca communis dextra, während die V. spermatica sinistra in die V. renalis sinistra ihre Einmündung fand[1].

Wir sehen also (abgesehen von den Verhältnissen der V. spermaticae) beim Igel abnormerweise auch Verhältnisse auftreten, wie sie bei anderen Formen den normalen definitiven Befund bilden, während das, was nach meiner Beobachtung beim Igel wahrscheinlich als die Norm aufzufassen ist, bei anderen Formen nur ganz kurze Zeit während der Entwicklung besteht, also nur eine Entwicklungsphase darstellt.

Die nächste Entwicklungsphase der hinteren Hohlvene ist die, welche ich als das Stadium der gedoppelten hinteren Hohlvene bezeichnet habe (vgl. pag. 605), sie ist bei einer größeren Zahl von Säugethieren entweder unverändert erhalten, oder es finden sich Zustände vor, welche sich direkt auf dieses Entwicklungsstadium beziehen lassen.

Es ist seit Langem bekannt, dass bei Phoca, und ich glaube, dass Burow (9) der Erste war, der dies angegeben hat, zwei hintere Hohlvenen vorkommen. Allerdings wurden die beiden mächtigen Venenstämme, welche bei Phoca an den Seiten der Bauchaorta kopfwärts verlaufen und sich erst kopfwärts von den Nieren zum Stamme

[1] Eine abnormale A. renalis dextra, welche neben der normalen vorhanden war, kreuzte die V. cava posterior an ihrer ventralen Fläche und entsprang an der Seite der A. mesenterica inferior.

der hinteren Hohlvene vereinigen (Burow l. c. tab. 7), von Burow als V. iliacae bezeichnet, die sich erst sehr weit kopfwärts vereinigen sollen. Ich selbst habe drei Exemplare von Phoca vitulina untersucht und bei zweien eine doppelte hintere Hohlvene vorgefunden, während bei einem Exemplare nur eine und zwar rechts gelagerte Hohlvene vorhanden war. Im Übrigen vermag ich bezüglich der Venennetze an der Oberfläche der Nieren sowie bezüglich der übrigen Äste der hinteren Hohlvene die Angaben Burow's nur zu bestätigen. Auch bei Halichoerus griseus fand Burow ähnliche Verhältnisse wie bei Phoca.

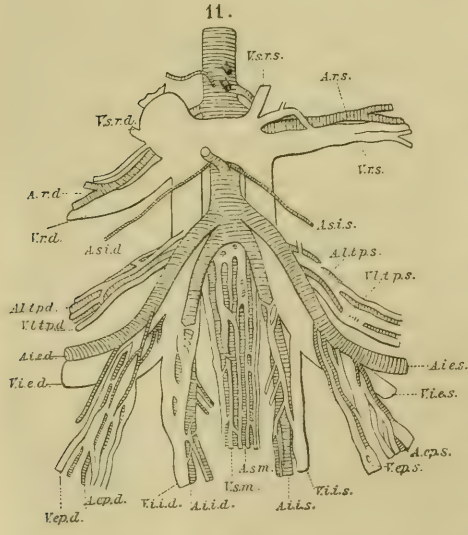
Weniger bekannt als dieser Befund bei Phoca dürfte der sein, dass beim Braunfisch (Phocaena communis), wie K. E. von Baer (3) nachgewiesen hat, eine doppelte hintere Hohlvene vorkommt. Er sagt über die Verhältnisse bei diesem Thiere, dass die V. iliacae bis in die Nähe der Nieren reichen, dass man dieselben aber mit eben so viel oder noch mehr Recht als doppelte hintere Hohlvenen bezeichnen könne. K. E. von Baer hat also rücksichtlich dieser beiden Venenstämme das Richtige bereits erkannt. Ich hatte Gelegenheit, ein ausgewachsenes Exemplar von Delphinus delphis zu untersuchen, und fand bei demselben auch eine doppelte hintere Hohlvene vor. Es ist jedoch an dem mir vorliegenden Präparate die linke hintere Hohlvene bedeutend schwächer als die rechte, was nach K. E. von Baer (l. c. pag. 405) auch beim Braunfische gelegentlich vorzukommen scheint, und reicht nicht bis an die Abgangsstelle der A. umbilicalis von der Aorta heran, während die bedeutend mächtigere rechte das ganze Blut aus dem Schwanze aufnimmt. Die Vereinigung der beiden Hohlvenen erfolgt bei Delphinus delphis etwas caudalwärts von der Mündungsstelle der linken Nierenvene[1].

Eine weitere Angabe über das Vorkommen einer doppelten hinteren Hohlvene bei Chlamydophorus truncatus finde ich bei Hyrtl (37), der jedoch auch noch von spät sich vereinigenden V. iliacae spricht. Ich will hier die Angaben Hyrtl's im Wortlaute folgen lassen: »Vena cava posterior ex venarum iliacarum congressu editur, quae arteriis iliacis multo longiores, serum in abdomine connubium ineunt. Aortae trunco ita adstant, ut non nisi pone dextri renis sedem mutuo

[1] Stannius (77) sagt von Monatus und den Delphinen: »Hier erscheint der Stamm der unteren Hohlvene noch zwischen den beiden Nieren in zwei dicht an einander gedrängte Stämme getheilt, welche mehr als die Äquivalente der V. iliacae sind. In den rechten Stamm sah ich, gleich Baer, die starke untere Schwanzvene übergehen.«

confluant. Iliaca sinistra venam renalem sinistram accipit, dextra in cavae posterioris radicem immergitur. Venae lumbales posteriores et vena iliolumbalis pariter sanguinem suum iliacis tradunt et venae sacralis mediae loco, plexus non spernendi voluminis adest, cuius vasa efferentia utramque venam iliacam petunt. Vena hypogastrica et cruralis pari cum arteriis passu vagantur. Venae cruralis rami plexibus orbi arteriarum vestigia premunt. Vena hypogastrica unicum tantum plexum ischiadicum agnoscit, reliquis eius surculis simplici et indiviso stamine praeditis.« Ich muss gestehen, dass ich diese gewiss vorzügliche Beschreibung Hyrtl's erst richtig verstanden habe und zu deuten vermochte, als ich Gelegenheit hatte, ein frisches Exemplar von Dasypus setosus zu untersuchen. Bei diesem Thiere sind die Verhältnisse der hinteren Hohlvene ganz ähnliche wie bei Chlamydophorus truncatus, so weit dies nämlich aus den Angaben Hyrtl's entnommen werden kann. Nebenstehende Fig. 11 ist im Stande dies zu illustriren, aber auch im Stande, jeden Zweifel darüber zu zerstreuen, dass wir es mit einer doppelten hinteren Hohlvene zu thun haben, wie sie wahrscheinlich bei allen Säugern, die eine ähnlich gelagerte hintere Hohlvene besitzen wie der Mensch, während der Entwicklung vorkommt. Worin Dasypus setosus etwas von Chlamydophorus truncatus abweicht, ist das Vorhandensein einer Plexusbildung aus den von Hyrtl so bezeichneten V. ileo-lumbales, welches Gefäß jedoch der V. lumbalis transversa posterior des Kaninchens entsprechen dürfte, und die Bildung eines prächtigen Wundernetzes der die A. epigastricae begleitenden Venen. Als auffallend möchte ich weiter die Kürze der beiden hinteren Hohlvenen bezeichnen.

11.



Bei Dasypus novemcinctus (Fig. 25 Taf. XXIII) liegen die Verhältnisse etwas anders als bei Dasypus setosus. Bei diesem Thier ist ein einheitlicher Stamm der hinteren Hohlvene bis an die Ab-

gangsstelle der A. mesenterica inferior heran vorhanden, und erst von da an ist die Vene doppelt. Ein mit dem Entwicklungsgange der hinteren Hohlvene nicht Vertrauter würde dieses Verhalten sicherlich als eine späte Vereinigung der V. iliacae communes bezeichnen. Doch kann meiner Ansicht nach ein Zweifel darüber nicht bestehen, dass wir es hier mit einem ähnlichen Zustande zu thun haben wie bei Dasypus setosus, und dass der zwischen Mündung der Nierenvenen und der Theilung in die beiden hinteren Hohlvenen gelegene Abschnitt der V. cava posterior einem stärkeren Wachsthum der Lendenwirbelsäule seine Entstehung verdanke. Denken wir uns bei Dasypus novemcinctus einen ähnlichen Zustand wie bei Dasypus setosus während der Entwicklung vorhanden, und in diesem Zustand ein stärkeres Wachsthum der Lendenwirbelsäule beginnend und hauptsächlich auf den kopfwärts von der Abgangsstelle der A. mesenterica inferior gelegenen Abschnitt der Hohlvene einen Einfluss nehmend, die beiden Nieren aber dabei noch kopfwärts vorrückend, so müssen sich eben die vorliegenden Verhältnisse ergeben. Oder denken wir uns umgekehrt bei Dasypus novemcinctus das unpaare Stück der hinteren Hohlvene zwischen Nierenvenen und Theilungsstelle immer kürzer und kürzer werdend und schließlich in dem Zwischenstück zwischen der Mündung der beiden Nierenvenen aufgehend, so erhalten wir ähnliche Verhältnisse wie bei Dasypus setosus. Bezüglich des Verhaltens der Zweige der hinteren Hohlvene, insbesondere der V. spermaticae, giebt Fig. 25 genügenden Aufschluss, wesshalb mir eine detaillirte Beschreibung überflüssig erscheint. Bei einem Alkoholexemplar von Dasypus villosus (Embryo) fand ich rücksichtlich der hinteren Hohlvene dieselben Verhältnisse vor wie bei Dasypus novemcinctus.

Bei Manis gigantea (von dem mir die herausgenommenen Eingeweide eines Exemplars, über dessen Größe ich nichts Näheres mehr erfahren konnte, zur Verfügung standen und an denen es mir noch gelang, die Hauptvenen und Arterienstämme zu injiciren) fand ich bis zu einem gewissen Grade ähnliche Verhältnisse wie bei Dasypus novemcinctus. Die V. iliacae communes setzten sich bei diesem Thiere zu beiden Seiten der Aorta in Venenstämme fort, die ihrer Lage nach ganz den hinteren Hohlvenen von Dasypus entsprechen, doch besaßen dieselben nur eine Länge von 1 cm und vereinigten sich unmittelbar kopfwärts von der Abgangsstelle der A. mesenterica inferior zu der median und ventral von der Aorta gelagerten V. cava posterior, die bis zur Einmündung der V. renalis dextra eine Länge

von 4 cm hatte. In die Mitte dieser Strecke mündete die Vene der viel weiter caudalwärts gelegenen linken Niere ein. Die V. suprarenalis sinistra mündete etwas kopfwärts von der Nierenvene ihrer Seite. — Über die V. spermatica war leider nichts Bestimmtes mehr herauszubringen. Vergleichen wir die Verhältnisse von Manis gigantea mit denen der untersuchten Dasypusarten, so können wir, wenn wir die Verhältnisse bei Dasypus setosus und Chlamydophorus truncatus als Ausgangspunkt nehmen, sagen, dass bei Manis die Verlängerung der Hohlvene kopfwärts von der Vereinigungsstelle ihrer paarigen Abschnitte noch weitere Fortschritte gemacht hat als bei Dasypus novemcinctus und villosus. Würde man die Verhältnisse bei Manis, ohne die bei den Dasypoda kennen gelernt zu haben, zu Gesicht bekommen, so würde man kaum daran denken, von einer gedoppelten hinteren Hohlvene zu sprechen.

Das Vorkommen einer doppelten hinteren Hohlvene scheint demnach bei den Gürtel- und Schuppenthieren die Regel zu sein, und es wäre nicht uninteressant, zu erfahren, wie sich in dieser Richtung die anderen Edentaten verhalten.

Vollkommen erhaltene, nicht weiter modificirte gedoppelte hintere Hohlvenen fand ich ferner noch bei Pteropus edulis (vgl. Fig. 26 Taf. XXIII), von welcher Form ich vier Exemplare zu untersuchen Gelegenheit hatte. Bei allen vieren boten sich mir die gleichen Verhältnisse dar. Die rechte sowohl wie die linke hintere Hohlvene entstehen aus dem Zusammenflusse der einfachen V. hypogastrica und der doppelten V. cruralis, die nach Art der Begleitvenen die A. cruralis begleitet. Die V. hypogastrica, welche sich aus einer V. obturatoria, V. ischiadica, V. sacralis media, die in dem der Fig. 26 zu Grunde liegenden Präparate nur einfach war und der rechten Seite angehörte, sowie aus einer V. vesico-uterina zusammensetzt, wird an ihrer ventralen Seite von der obliterirten Nabelarterie gekreuzt[1]. Die beiden V. cavae sind verhältnismäßig kurz und ver-

[1] Dabei liegt sie und ihre caudale Fortsetzung, die V. ischiadica, zwischen zwei Arterien, von denen die eine in der Fig. 26 (*A.i*) auf eine größere Strecke hin verfolgbar an ihrer ventralen Seite verläuft, während die andere, an ihrer Dorsalseite gelegen, nur in ihrem Anfangsstück zu erkennen ist. Beide Arterien, ich will sie A. ischiadicae nennen, verlassen mit der Vene gleichen Namens das Becken und laufen an der Dorsalseite des Oberschenkels entlang, den N. ischiadicus bis in die Kniekehle begleitend, um von hier aus auf den Unterschenkel überzugehen. Doch gehen sie keinerlei Verbindung mit der A. cruralis ein, die einen ganz oberflächlichen Verlauf hat. Pteropus besitzt somit zwei

einigen sich wie bei Dasypus unmittelbar kopfwärts von der A. mesenterica inferior zu einem einheitlichen enorm weiten Hohlvenenstamm. Dieser nimmt zuerst links, dann etwas weiter kopfwärts rechts die V. spermatica, V. renalis und V. suprarenalis auf. Die V. spermatica stellt ein ansehnliches Gefäß dar, welches, streckenweise aus zwei Bahnen bestehend, in der Nähe der Geschlechtsdrüse einen schönen Plexus bildet. Über die Deutung der Verhältnisse bei Pteropus ist mit Rücksicht auf das für Dasypus Gesagte nichts Wesentliches hinzuzufügen.

An die Verhältnisse, wie ich sie bei Pteropus und Dasypus fand, schließen sich die bei den Monotremen gefundenen an. Bei Echidna setosa (vgl. Fig. 27 Taf. XXIII) finden sich Verhältnisse vor, welche eine doppelte hintere Hohlvene noch deutlich erkennen lassen. Die aus dem das Wundernetz der A. cruralis und hypogastrica begleitenden venösen Wundernetze stammenden Venen vereinigen sich beiderseits von der Aorta zu einem Venenstamm. Der linke Venenstamm (V. cava posterior sinistra) wendet sich nach kurzem Verlaufe nach rechts, um mit dem rechten (V. cava posterior dextra) zusammenzumünden, hängt aber außerdem an der linken Seite der Aorta durch eine kurze weite Anastomose mit der linken V. renalis, die knapp kopfwärts von ihm in den Hohlvenenstamm mündet, zusammen. Die rechte V. renalis mündet schon nahe dem Lobus descendens der Leber in die Hohlvene. Dorsal von der Aorta hängen die beiden Hohlvenen, durch eine größere Zahl von in den verschiedenartigsten Richtungen verlaufenden Anastomosen, in welche Lumbalvenen ihr Blut ergießen, zusammen. Finden wir somit bei Echidna eine doppelte hintere Hohlvene noch, wenn auch nicht mehr in der nach den Verhältnissen bei anderen Säugerembryonen als ursprünglich anzunehmenden Form erhalten, so ist bei Ornithorhynchus paradoxus eine Hohlvenenform erhalten, die lebhaft an das sub Nr. 5 von der Katze geschilderte Entwicklungsstadium erinnert.

Wie bei Echidna existiren auch bei Ornithorhynchus Wundernetze der V. hypogastrica und der V. cruralis (vgl. Fig. 28 Taf. XXIII, welche die hintere Hohlvene von Ornithorhynchus in der Rückansicht zeigt). Diese venösen Wundernetze ergießen ihr gesammtes Blut in einen Venenstamm, welcher, dorsal von der Theilungsstelle der Aorta

---

A. ischiadicae, von denen die eine wahrscheinlich aus der ursprünglichen Hauptschlagader der Hintergliedmaße hervorgegangen sein dürfte, und zeigt somit Verhältnisse, wie sie bis jetzt noch für keinen Säuger beschrieben worden sind.

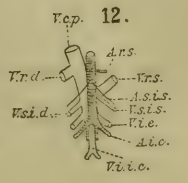
beginnend, eine Zeit lang dorsal von der Aorta kopfwärts verläuft, um sich schließlich an der rechten Seite der Aorta ventralwärts etwas vorzuschieben und schließlich in der Höhe des Abganges der Nierenarterien ganz an der rechten Seite der Aorta zu erscheinen. Dieser Gefäßstamm, die hintere Hohlvene, zeigt im Anfange einen biskuitförmigen Querschnitt, besitzt also an seiner vorderen Fläche eine tiefe Rinne, in welche sich die Aorta einlagert, und ragt zu beiden Seiten, doch rechts bedeutend stärker als links, über den Seitenkontour der Aorta vor. Es bedeckt somit die hintere Hohlvene bei diesem Thiere die ganze dorsale Wand der Aorta und es müssen daher die von diesem Abschnitte der Aorta abgehenden drei Lumbalarterienpaare, wie dies aus Fig. 28 deutlich ersichtlich ist, die hintere Hohlvene durchbohren. Kopfwärts von dem cranialsten dieser drei Paare verschmächtigt sich dann plötzlich die hintere Hohlvene und wendet sich ganz an die rechte Seite der Aorta, während linkerseits ein schwaches Gefäß aus ihr hervorgeht, welches sich, ventral von der A. renalis sinistra vorbeiziehend, in die V. renalis sinistra ergießt. Diese schwache Vene hängt durch eine stärkere Querverbindung, in welche Lumbalvenen münden, dorsal von der Aorta mit der V. cava zusammen. Die beiden V. renales verhalten sich ähnlich wie bei anderen Säugern, die linke längere kreuzt die Aorta an deren ventraler Seite. Über die V. spermaticae und den Ort ihrer Mündung habe ich an dem schlecht konservirten Objekte nichts Bestimmtes herausbringen können.

Die Deutung der Befunde bei Ornithorhynchus macht keinerlei Schwierigkeiten. Die beiden hinteren Hohlvenen, die jedenfalls bei diesem Thiere eine ganz ähnliche Genese haben wie bei der Katze und dem Kaninchen, sind offenbar dorsal von der Aorta wie bei dem sub Nr. 5 beschriebenen Katzenembryo auf eine Strecke weit mit einander verschmolzen. Kopfwärts von der verschmolzenen Strecke aber ist die linke hintere Hohlvene sehr schwach geworden. Jedenfalls ist es in hohem Grade interessant und bemerkenswerth, dass in der Ontogenese der Katze ein Stadium der Entwicklung der hinteren Hohlvene vorübergehend auftritt, welches dem bei Ornithorhynchus beobachteten Verhalten sehr ähnlich ist.

Bei drei einheimischen Fledermausarten (Vesperugo noctula, Plecotus auritus und Rhynolophus ferrum equinum), welche ich lebend erhalten konnte, fand ich Verhältnisse der hinteren Hohlvene vor, welche sich zwar unter zu Grundelegung des beim Kaninchen gefundenen Entwicklungsganges erklären lassen, jedoch in

einigen wichtigen Punkten von dem bei anderen Säugern beobachteten Verhalten sich unterscheiden, rücksichtlich der V. iliacae internae aber an die Verhältnisse beim Kaninchen und rücksichtlich des Verlaufes und der Lage der V. renalis sinistra an gewisse später zu besprechende Varietäten beim Menschen erinnern. Bei Vesperugo noctula, deren Verhältnisse ich hier schildern will, vereinigen sich die V. iliacae internae zu einer V. iliaca interna communis (vgl. nebenstehendes Schema 12), welche, wie beim Kaninchen, ventral von der A. caudalis an der vorderen Fläche des Kreuzbeines gelegen, sich kopfwärts ziemlich geradlinig in die V. cava posterior fortsetzt. Von einer V. cava posterior wird man wohl aber wie beim Kaninchen erst von dem Momente an sprechen, in dem sich die beiden V. iliacae externae mit der V. iliaca interna communis vereinigen. Diese Vereinigungsstelle liegt dorsal von dem Endstücke der Bauchaorta, und von hier aus schiebt sich die Hohlvene allmählich an der rechten Seite der Aorta vor. Eine ganz kurze Strecke weit kopfwärts von der Mündung der V. iliaca externa mündet rechts die V. spermatica dextra und hierauf, aber erst in beträchtlicher Entfernung, die V. renalis dextra. Die V. renalis sinistra verhält sich nun nicht so wie bei den meisten Säugern, wo sie die Aorta an deren ventraler Seite kreuzt, sondern sie verläuft von der ohnehin schon weiter caudalwärts als die rechte gelegenen linken Niere in schiefer Richtung etwas caudalwärts, vereinigt sich am linken Rande der Aorta mit der V. spermatica sinistra und kreuzt hierauf die Aorta an deren dorsaler Seite.

12.



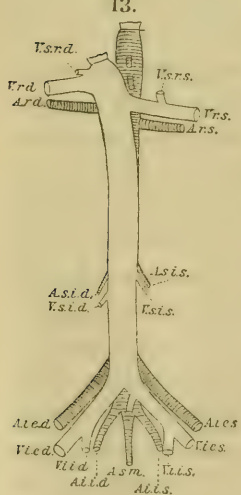
Warum die V. renalis sinistra bei Vesperugo noctula und den beiden anderen Fledermäusen dorsal von der Aorta verlaufen muss, wird Einem klar, wenn man das Verhältnis der Aorta descendens thoracica und des Anfangsstückes der Bauchaorta zur Wirbelsäule berücksichtigt. Die Aorta verhält sich nämlich hier zur Wirbelsäule wie eine Sehne zu ihrem Bogen. In Folge der ventralwärts konkaven Krümmung der Wirbelsäule scheint nämlich die geradlinig verlaufende Aorta ventralwärts vorgedrängt zu werden, und eine dorsal von der Aorta verlaufende V. renalis wird demnach unter günstigeren Verhältnissen sich befinden als eine ventral von der Aorta vorbeiziehende. Ich glaube daher auch in der ventralen Verlagerung der Aorta das ursächliche Moment für die eigenthümliche Verlaufsweise der V. renalis sinistra bei den drei untersuchten Fledermausarten suchen zu müssen.

Ob sich gleich von vorn herein dieser Zustand in der Weise entwickelt, dass sich die V. cava mit der rechten hinteren Cardinalvene verbindet und dann diese durch eine dorsal von der Aorta entstehende Queranastomose mit der linken Cardinalvene in Verbindung tritt, welche Queranastomose später zur Fortsetzung der V. renalis sinistra wird, oder ob der normal wie bei anderen Säugern angelegte, ventral von der Aorta verlaufende Verbindungsast der hinteren Hohlvene mit der V. cardinalis posterior sinistra (der sonst später zur V. renalis sinistra wird), dem Andrängen der Aorta nachgebend, zu Grunde geht, während sich dorsal von der Aorta eine neue Verbindung entwickelt, die später zur Nierenvene wird, lässt sich natürlich nicht mit Bestimmtheit sagen, doch möchte ich fast den letzteren Modus für den wahrscheinlicheren halten.

Was die Genese der V. iliaca interna communis anlangt, werden wohl ähnliche Vorgänge sich abgespielt haben wie bei der Entwicklung des analogen Gefäßes beim Kaninchen.

Aus dem beim Kaninchen und der Katze gefundenen Entwicklungsgang der hinteren Hohlvene sind die Verhältnisse nicht erklärbar, wie ich sie bezüglich der hinteren Hohlvene bei einer Reihe von Marsupialiern, mit Ausnahme einer einzigen Form, wo ich das Gefäß ähnlich gelagert fand wie bei der Katze, feststellen konnte. Untersucht wurden in dieser Richtung: Halmaturus gigant., Halm. Benetti, Phascolomys Womb., Phalangista vulpina, Didelphis lanigera, Didelphis pusilla, Phascogale penicillata, Belideus ariel (sciureus), Cuscus (spec.?), Hypsiprymnus (spec.?) und zwei Beuteljunge von Petaurus taguanoides. Ich will zunächst die Verhältnisse schildern, wie ich sie beim BENETTI'schen Känguruh gefunden habe und wie sie in nebenstehender Fig. 13 dargestellt sind. Die einfache V. cava posterior entsteht aus dem Zusammenflusse der beiden V. iliacae communes, die sich ihrerseits wieder aus der V. iliaca externa und interna bilden. In die V. iliaca communis sinistra mündet eine V. sacralis media und, von außen her die A. iliaca externa kreuzend, eine V. ileo-lumbalis. Die V. cava posterior liegt von ihrem Ursprunge an bis zur Einmündung der linken Nierenvene ventral vom Truncus hypogastrico sacralis und der Aorta ziemlich genau in der Mitte und

13.



entspricht somit ihrer Lage nach in dieser Verlaufsstrecke in keiner Weise der hinteren Hohlvene anderer Säuger, die eine einfache hintere Hohlvene besitzen. Nachdem die Hohlvene die V. renalis sinistra aufgenommen hat, wendet sie sich allmählich nach rechts, nimmt etwas weiter kopfwärts die V. renalis und suprarenalis dextra auf und dringt hierauf in die Leber ein. Die V. spermaticae münden etwa in der Mitte des Verlaufes zwischen V. iliacae communes und V. renales, die linke etwas weiter kopfwärts als die rechte in die V. cava posterior ein. Erwähnenswerth wäre ferner noch ein den Ureter begleitender Venenplexus, welcher sein Blut in die V. renalis ergießt.

Die Lage der hinteren Hohlvene ist bei allen übrigen untersuchten Formen mit einziger Ausnahme von Petaurus taguanoides eine ähnliche wie bei Halmaturus Benetti, nur erfolgt die Abweichung ihres Verlaufes nach rechts häufig schon etwas weiter caudalwärts als dort. Auch rücksichtlich der Äste der hinteren Hohlvene kommen keine irgend wie bedeutenderen Abweichungen vor[1].

Berücksichtigt man die eigenthümliche Lage der Hohlvene und ihrer beiden Wurzeläste bei den oben genannten Marsupialiern, so wird man zu dem Schlusse kommen müssen, dass bei diesen Thieren die Entwicklung der hinteren Hohlvene unmöglich auch nur in ähnlicher Weise erfolgen könne wie bei den übrigen Säugern, bei denen ein Theil beider, oder auch nur der rechten hinteren Cardinalvene zur Bildung der hinteren Hohlvene herbeigezogen wird. Es dürften also voraussichtlich bei diesen Marsupialiern die beiden hinteren Cardinalvenen keinen direkten Antheil an der Bildung der hinteren Hohlvene nehmen. In wie weit sie jedoch indirekt betheiligt sind, ob sie in irgend einem Stadium der Entwicklung mit dem selbständig entstehenden Abschnitte der hinteren Hohlvene in Verbindung treten oder nicht, auf diese Fragen kann natürlich nur eine eingehende Untersuchung der Hohlvenenentwicklung bei einem Marsupialier mit ventral gelagerter Cava Antwort geben. Vermuthungsweise glaube

[1] Ich fand in der Litteratur außer bei Owen (76) keinerlei Angaben vor, welche mich schließen lassen, dass irgend einem Forscher die eigenthümliche Lage der V. cava posterior und ihrer Wurzeläste bei Marsupialiern aufgefallen wäre. Nur bei Owen finde ich eine Bemerkung, die vermuthen lässt, dass dieser Forscher auf das eigenthümliche Verhalten der hinteren Hohlvene aufmerksam geworden ist. Owen sagt (l. c. pag. 552): »In the Marsupials also, the iliac veins combine to form the postcaval trunc, as in the rest of the Mammalia, without conveying any part of their blood to the kidneys: in the kankaroo the both pass on the central (soll wohl heißen ventral) aspect of the iliac arteries.«

ich jedoch aussprechen zu dürfen, dass möglicherweise jene beiden im Gewebe ventral von der Aorta und an der medialen Seite beider Urnieren verlaufenden Wurzeläste der hinteren Hohlvene, wie sie bei Kaninchenembryonen vom Ende des 12. Tages an beschrieben und mit analogen Gefäßen der Sauropsiden verglichen wurden, die auch bei Marsupialiern zur Entwicklung kommen, dadurch, dass sie in der Medianlinie mit einander verschmelzen und sich caudalwärts mit den Beckenabschnitten der hinteren Cardinalvenen verbinden, es sind, die zur Bildung des zwischen Nierenvenen und V. iliacae gelegenen Abschnittes der hinteren Hohlvene verwendet werden.

Ein sämmtlichen Marsupialiern zukommendes Merkmal ist diese eigenthümlich gelagerte hintere Hohlvene, wie ich anfänglich glaubte, nicht, denn bei zwei Beuteljungen von Petaurus taguanoides fand ich das Gefäß ähnlich gelagert wie bei der Katze.

Varietäten der hinteren Hohlvene beim Menschen und bei anderen Säugern.

Es liegt keineswegs in meiner Absicht, im Nachfolgenden eine Zusammenstellung und auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage beruhende Erklärung aller bis jetzt beim Menschen und bei Säugern beobachteten Varietäten der hinteren Hohlvene zu geben. Eine ziemlich umfassende Zusammenstellung der in der älteren Litteratur niedergelegten Befunde über Abweichungen im Gebiete der hinteren Hohlvene wurde von Krause in Henle's Handbuch der Anatomie (26) geliefert, und wenn wir von der entwicklungsgeschichtlichen Deutung absehen, die vielfach zu wünschen übrig lässt, ist diese Zusammenstellung recht brauchbar. Auch wird Jeder, der einige der wichtigeren Varietäten der hinteren Hohlvene gesehen hat, sich leicht in der Krause'schen Zusammenstellung zurechtfinden und nach den von mir gemachten entwicklungsgeschichtlichen Angaben sich, so weit dies überhaupt möglich ist, die vorkommenden Varietäten erklären können. In neuester Zeit endlich hat Kollmann (43) an der Hand einiger selbst beobachteter Fälle die Litteratur über unseren Gegenstand, so weit es sich um ähnliche wie die von ihm beschriebenen Varietäten handelte, berücksichtigt.

Wenn ich nun trotzdem über Varietäten im Gebiete der hinteren Hohlvene schreiben will, so geschieht dies hauptsächlich, um hervorzuheben, welche Varietäten nach dem Entwicklungsgang, so weit wir ihn bis jetzt kennen, möglich sind, und welche von diesen als

im Bereiche der Möglichkeit befindlich erkannten Varietäten thatsächlich beobachtet wurden. Betrachten wir von diesem Standpunkte aus die Varietäten der hinteren Hohlvene, so können wir zunächst zwei große Gruppen von Varietäten unterscheiden. Die eine Gruppe von Varietäten umfasst Fälle, in denen das Venensystem in den uns interessirenden Abschnitten auf irgend einer jener Entwicklungsstufen, welche es sonst unter normalen Verhältnissen zu durchlaufen pflegt, stehen geblieben ist und sich an demselben nichts weiter geändert hat, als was sich wegen der im Übrigen normal sich vollziehenden Entwicklung der Organe noch ändern musste. Die in diese Gruppe rangirenden Varietäten werden bis zu einem gewissen Grade als Hemmungsbildungen, zum Theile aber auch als Rückschlagsbildungen zu betrachten sein, weil sie uns Verhältnisse vor Augen führen werden, wie sie bei den Vorfahren des Menschen normalerweise vorgekommen sein dürften und wie sie jetzt noch bei einer Reihe von Säugern beobachtet werden können. Die zweite weitaus größere Gruppe von Varietäten wird jene Fälle umfassen, die in der Weise zu erklären sein werden, dass das Venensystem bis zu einer bestimmten Entwicklungsphase sich in normaler Weise entwickelt, dann aber, beeinflusst durch nicht näher zu ergründende Verhältnisse, abnorme Entwicklungsbahnen eingeschlagen hat. Während die Möglichkeiten, welche sich für Varietäten der ersten Gruppe ergeben werden, durch die einzelnen Entwicklungsphasen der hinteren Hohlvene bestimmt erscheinen und daher ihre Zahl nur eine sehr beschränkte sein kann, wird die Zahl der in die zweite Gruppe unterzubringenden Varietäten eine ganz beträchtliche sein müssen, da jede Entwicklungsphase der hinteren Hohlvene als Ausgangspunkt einer Reihe abnormer Kombinationen eine große Zahl von Möglichkeiten ergiebt. Es wird daher auch nur möglich sein zu sagen, welche Varietäten, die bis jetzt aufgefunden wurden, oder von denen man erwarten kann, dass sie gelegentlich noch einmal gefunden werden könnten, der ersten Gruppe zuzuzählen sein werden, während bezüglich der zweiten Gruppe nur auf einzelne Beispiele wird verwiesen werden können, da es nicht möglich wäre, alle in dieser Gruppe möglichen Fälle zu erschöpfen.

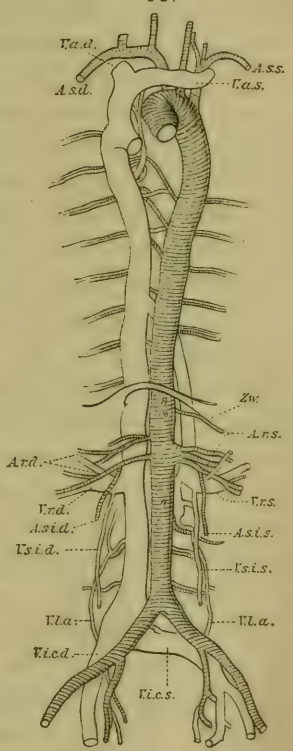
Der einfachste, in die erste Gruppe von Varietäten einzureihende Fall wäre der, dass die Entwicklung einer hinteren Hohlvene (selbständig entstehender Abschnitt) vollständig ausbleibt und dass die beiden hinteren Cardinalvenen in der Form und topographischen Beziehung fortbestehen bleiben wie beim Embryo, sich also mit den

beiden vorderen Cardinalvenen zu den beiden Ductus Cuvieri (den beiden vorderen Hohlvenen) vereinigen, ein Fall, den wir als Mangel der hinteren Hohlvene und Persistenz der beiden hinteren Cardinalvenen bezeichnen können. Ob ein solcher Fall bis jetzt wirklich beobachtet wurde, ist nicht sicher. Möglicherweise gehört hierher der nur ungenau beschriebene Fall von Martin (49), den ich jedoch, da über eine scheinbar abnorme Lage der Ureteren nichts angegeben ist, lieber an nächster Stelle einreihen möchte. Es ist nämlich wohl denkbar, dass, trotzdem eine hintere Hohlvene nicht zur Entwicklung kam, doch, da dies ja mit der Hohlvenenentwicklung gar nichts weiter zu thun hat, die Niere bei ihrem Aufsteigen aus dem Becken ihren Einfluss auf den Urnierenabschnitt der hinteren Cardinalvene ausübt, dass sich unter diesem Einflusse eine Inselbildung in dem betreffenden Abschnitte der hinteren Cardinalvene entwickelt, welche vom Ureter passirt wird, und dass sich durch Schwund des ventralen Schenkels dieser Insel eine ähnliche Umlagerung der Bahn der hinteren Cardinalvene gegenüber dem Ureter vollzieht wie unter normalen Verhältnissen. Wir haben es dann, vorausgesetzt, dass sich diese Veränderungen in der Strombahn der hinteren Cardinalvenen geltend machen, mit einem Falle zu thun, den wir als Mangel der hinteren Hohlvene bei Persistenz der gegenüber dem Ureter verlagerten hinteren Cardinalvenen bezeichnen können. Als einen solchen Fall nun möchte ich den von Krause (l. c. pag. 402) citirten Fall von Martin betrachten.

Von diesen beiden Fällen der ersten Gruppe ausgehend ergeben sich nun eine größere Zahl von Möglichkeiten, welche in die zweite Gruppe von Varietäten einzustellen sein werden, nämlich alle jene Möglichkeiten, welche sich durch sekundäre Verbindungen zwischen den beiden erhalten gebliebenen Cardinalvenen ergeben und die dazu führen, dass entweder die eine der beiden Venen vollständig, oder theilweise verschwindet, während die andere erhalten geblieben ist, oder die darin bestehen, dass auf der einen Seite eine Strecke der einen, auf der anderen Seite aber eine Strecke der anderen Vene erhalten geblieben ist. Bei Krause (26) sind eine größere Zahl von Varietäten (pag. 404 und 405) aufgezählt, welche sich alle in der eben geschilderten Weise erklären lassen. In neuester Zeit ist ein Fall von Kollmann (43) veröffentlicht worden, der auch in die Reihe dieser Möglichkeiten fällt und der von Kollmann auch in der oben angeführten Weise richtig gedeutet ist.

Ich selbst habe zwei Fälle gefunden, welche hier unterzubringen wären und die ich, da die Zahl der veröffentlichten Fälle keine große ist und jeder dieser Fälle seine Eigenheiten aufweist, kurz mittheilen will. Der eine Fall rührte von einem männlichen erwachsenen Individuum her, welches mit einer Anomalie des Bronchialbaumes, einer Lageanomalie des Magens, einer Lage- und Formanomalie der Leber und mit Abnormitäten der Gekröse behaftet war, über welche an anderer Stelle berichtet werden soll. Da über die Gefäßverhältnisse der Leber dort eingehend berichtet werden wird, will ich nur erwähnen, dass ein wohl entwickeltes Ligamentum venosum Aranzii vorhanden war. Es handelt sich in unserem Falle[1] (vgl. nebenstehende Abbildung Fig. 14) um ein vollständiges Erhaltenbleiben der rechten hinteren Cardinalvene, nachdem dieselbe ihre Lage zum Ureter geändert hatte. Die beiden V. iliacae communes vereinigten sich wie unter normalen Verhältnissen zu einem an der rechten Seite der Aorta aufsteigenden Gefäßstamme, welcher seiner Lage nach bis in die Höhe der Nieren einer normalen V. cava posterior vollständig gleicht, dann aber an der Dorsalseite der hier in der Zweizahl vorhandenen rechten Nierenarterien vorbeiziehend, immer an der rechten Seite der Aorta verbleibend, mit dieser den Aortenschlitz des Zwerchfells passirt und dann in der Brusthöhle weiter sich ihrer Lage nach so verhält wie eine normale V. azygos. Dieser Venenstamm, der, wie ich glaube, als persistirende rechte hintere Cardinalvene gedeutet werden muss, nimmt außer den Lendenvenen und Intercostalvenen rechterseits auch die V. renalis auf, welche dorsal von der einen caudal gelegenen A. renalis gelagert ist. In die rechte Nierenvene mündet die V. spermatica dextra ein.

14.



Linkerseits mündet die V. renalis, die ebenfalls die V. spermatica

[1] Das betreffende Präparat wurde auf der Anatomenversammlung in Wien 1892 demonstrirt.

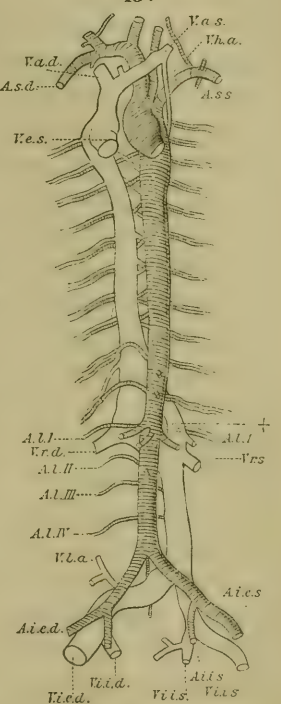
ihrer Seite aufnimmt, in einen Venenstamm ein, welcher, mit der V. lumbalis tertia sinistra beginnend, an der linken Seite der Aorta kopfwärts verläuft, die drei links vorhandenen, mittels kurzen gemeinsamen Stammes aus der Aorta hervorgehenden Nierenarterien an ihrer Dorsalseite kreuzt und hierauf an der linken Seite der Aorta, so wie die persistirende Cardinalvene, rechts den Aortenschlitz des Zwerchfells passirt. In der Brust besitzt die Vene die Lage der V. hemiazygos und wendet sich wie diese ventral vom 9. Brustwirbelkörper dorsal von der Aorta nach rechts, um in die Vene der anderen Seite einzumünden. Die V. suprarenales verhalten sich auf beiden Seiten gleich, indem sie, vor den A. renales absteigend, in die V. renales nahe ihrer Mündung eintreten. Die Intercostalvenen der linken Seite gelangen, von der achten angefangen, theils einzeln, theils zu zweien in ein Stämmchen vereinigt vor der Wirbelsäule, dorsal von der Aorta nach rechts hinüber. Die V. lumbalis ascendens war beiderseits wie unter sonst normalen Verhältnissen entwickelt. Auch die Ureteren zeigten keinerlei Abweichung in ihrem Verlaufe, es hatte also rechterseits die Verlagerung des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene gegenüber dem Ureter wie unter normalen Verhältnissen stattgefunden. Was nun die Deutung des links von der Aorta gelagerten Venenstammes anlangt, so liegt natürlich die Vermuthung nahe, ihn von der Mündung der V. renalis sinistra an kopfwärts für ein Derivat der linken hinteren Cardinalvene zu halten, welche Vermuthung dadurch einige Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheint, als die Lage des Gefäßes mit der des rechtsseitigen, welches als persistente hintere Cardinalvene gedeutet wurde, übereinstimmt. Für über jeden Zweifel erhaben halte ich jedoch eine solche Deutung keineswegs.

Der zweite Fall, welcher mir in die Hände fiel, war leider[1] in einem sehr elenden Zustande, als ich die Injektion der Gefäße vornehmen konnte, so dass manche Details, wie das Verhältnis der V. spermaticae, der V. lumbales etc. nicht mehr erkannt werden konnten, trotzdem viele Mühe darauf verwendet wurde, um den Fall möglichst klar zu stellen. Wenn ich den Fall hier trotzdem mittheile, so geschieht es, weil er ganz eigenartige Verhältnisse aufweist, deren Deutung etwas schwieriger erscheint als die des früher beschriebenen Falles.

[1] Die Studenten, welche die Leiche bearbeiteten, hatten die Bauchsektion bereits beendigt, die Leber und beide Nieren entfernt, ohne auf die höchst auffallende Abweichung der Gefäße aufmerksam geworden zu sein.

Die beiden V. iliacae communes vereinigen sich (vgl. vorstehende Fig. 14) nicht wie gewöhnlich rechterseits von der Theilungsstelle der Aorta, sondern linkerseits zu einem Venenstamme, der an der linken Seite der Aorta ventral von der 2., 3. und 4. linken Lumbalarterie aufsteigt. Diese Vene passirt an der Dorsalseite der A. renalis sinistra vorbei, nimmt in dieser Gegend zwei Venen aus der linken Niere auf und wendet sich unter gleichzeitiger Erweiterung an die Dorsalseite der Aorta, wo sie vor dem ersten Lenden- und dem letzten Brustwirbel gelagert ist, um dann, nach rechts hin übergehend und sich allmählich wieder verschmächtigend, von der Grenze zwischen 10. und 11. Brustwirbel an die Lage zur Aorta und den Intercostalarterien einzunehmen, welche für die V. azygos charakteristisch ist und sich auch in ihrem Verlaufe kopfwärts weiterhin (wenn man von ihrer Weite absieht) so zu verhalten, wie diese Vene. Die mächtige sinuöse Erweiterung unserer Vene dorsal von der Aorta kommt mit ihrem Anfange demnach gerade in das Gebiet des Aortenschlitzes des Zwerchfells zu liegen und nimmt die rechte V. renalis auf, nachdem dieses Gefäß durch eine Öffnung zwischen rechtem medialen und mittlerem Zwerchfellsschenkel in den Brustraum gelangt ist. Ein ganz besonders bemerkenswerthes Verhältnis zu dieser Erweiterung zeigten aber die segmentalen Arterien dieser Gegend. Die A. lumbalis prima sinistra durchbohrt die Erweiterung der Vene, so dass dieselbe an ihrem caudalen Ende eine kleine Öffnung zum Durchlass für diese Arterie besitzt (Fig. 15 +), die A. lumbalis prima dextra dagegen verläuft an der rechten Seite über die ventrale Fläche der Erweiterung hinweg. Die A. intercostales 11 und 12 verlaufen an den beiden Seiten der Erweiterung vorbei, so dass diese also in der Gegend des 12. Brustwirbels rein dorsal von der Aorta gelegen ist. Erst nachdem sie sich verschmächtigend von der A. intercostalis dextra 11 gekreuzt wurde, lagert sie sich mehr an die laterale Seite der Aorta. Die V. intercostales der rechten Seite münden sämmtlich in den oben beschriebenen

15.



Venenstamm (die 12. noch in seine Erweiterung), eben so die V. intercostales 6—12 der linken Seite. Die V. intercostales 2—5 der linken Seite dagegen münden in eine V. hemiazygos accessoria, die wie so häufig ihr Blut in die V. anonyma sinistra ergießt.

Was die Deutung dieses Falles anlangt, so wird man ohne Zweifel nach dem früher Gesagten die Gefäßstrecke von dem Zusammenfluss der V. iliacae communes an bis zur Durchbruchsstelle der A. lumbalis 1 als ein Derivat der linken hinteren Cardinalvene betrachten, während der Gefäßabschnitt zwischen dem 10. Brustwirbel und der Mündungsstelle in die V. cava superior sicherlich als aus der rechten hinteren Cardinalvene hervorgegangen anzusehen sein wird. Wie aber ist die so merkwürdig erweiterte Gefäßstrecke zwischen 1. Lumbal- und 10. Brustwirbel entstanden? Durch Verschmelzung der beiden hinteren Cardinalvenen in diesem Abschnitte sicherlich nicht, dagegen spricht schon die Lage und der Verlauf der Intercostalarterien zu dieser Gefäßstrecke. Es kann sich also nur um die Bildung einer mächtigen Anastomose zwischen beiden Cardinalvenen handeln, die sich zu einer Zeit entwickelt haben muss, wo beide Cardinalvenen noch vollkommen erhalten waren und die sich von anderen Anastomosen zwischen diesen beiden Venen, die meist mehr oder weniger quer verlaufen, dadurch unterscheidet, dass sie einen sehr schiefen Verlauf genommen und die A. lumbalis prima sinistra inselförmig umschlossen hat. Ihre Erweiterung aber hängt wohl in Verbindung mit ihrer Lage davon ab, dass das ganze Blut der hinteren Körperhälfte, ohne dass die Gefäßwand wegen der anlagernden Aorta ventralwärts ausweichen konnte, durch den schmalen Zwischenraum zwischen Aorta und Wirbelsäule passiren musste und so die Gefäßwandungen nach den Seiten hin ausgebuchtet wurden. Die Ausbildung dieser Verbindung hatte dann offenbar zur Folge, dass rechterseits der hintere Abschnitt der hinteren Cardinalvene, linkerseits aber der Theil des gleichen Gefäßes zwischen 12. und 5. Brustwirbel zu Grunde gegangen sind.

Varietäten des Systems der hinteren Hohlvene, welche aus einem Stehenbleiben der hinteren Hohlvene auf einem Entwicklungsstadium, wie es die Fig. 17 vom Kaninchen darstellt, zu erklären wären, sind, so viel ich in Erfahrung bringen konnte, weder beobachtet worden, noch halte ich die Möglichkeit eines solchen Vorkommens für irgend wie wahrscheinlich.

Viel mehr Wahrscheinlichkeit hatte es für sich, gelegentlich einmal eine Varietät aufzufinden, die aus einem Stehenbleiben der hinteren Hohl-

vene auf einer Stufe der Entwicklung, die der in der Fig. 20 (Taf. XXII) vom Kaninchen wiedergegebenen ähnlich gewesen wäre, ihre Erklärung finden würde. Einen derart zu beurtheilenden Fall habe ich denn auch nach langem Suchen zuerst bei einer halbausgewachsenen weiblichen Katze gefunden. Die Verhältnisse dieses Falles, der in der Litteratur bis jetzt einzig dastehen dürfte, sind folgende (vgl. Fig. 29 Taf. XXIII). Folgen wir der hinteren Hohlvene von der Leber an caudalwärts, so sehen wir zuerst die V. suprarenalis dextra (in der Fig. 29 nicht ersichtlich), dann die rechte V. renalis und von der anderen Seite her in der gleichen Höhe die V. suprarenalis sinistra einmünden. Hierauf spaltet sich die Hohlvene ventral von der Aorta in zwei ziemlich gleich starke Zweige, welche zunächst an den beiden Seiten der Aorta herablaufen, dann aber ziemlich stark nach außen ausgebogen erscheinen, um schließlich an der Abgangsstelle der A. lumbalis transversa wieder an die Aorta heranzukommen und hier dorsal von ihr unter einander in Verbindung zu treten. Diese Verbindung ist eine doppelte, hergestellt durch eine craniale schwächere und eine caudale stärkere Vene, die zwischen sich eben so viel Raum gewähren, als zum Durchtritt des 6. Lumbalarterienpaares nothwendig ist. Von der caudalen Anastomose an divergiren die beiden Venen wieder als V. iliacae communes, von denen die rechte die V. sacralis aufnimmt. Äste der beiden hinteren Hohlvenen sind nun folgende. Die linke Vene nimmt die aus zwei Zweigen sich zusammensetzende V. renalis sinistra auf und erscheint caudalwärts von der Mündungsstelle dieser Vene bedeutend verdünnt. Die beiden V. spermaticae münden beiderseits ziemlich in derselben Höhe in den ausgebogenen Theil der Hohlvenen, und dort, wo diese durch die beiden Anastomosen zusammenhängen, mündet jederseits eine aus zwei Zweigen sich zusammensetzende V. lumbalis transversa posterior, während in die craniale Anastomose eine caudalwärts verlaufende V. lumbalis communis eintritt.

Die Ausbiegung, welche jede der beiden Hohlvenen aufweist, war zwar schon im nicht injicirten Zustande deutlich zu erkennen, doch wurde sie durch den Injektionsdruck erst so stark, wie sie uns in Fig. 29 entgegentritt, vermehrt. Der Grund der Ausbiegung aber wird klar, wenn man dem Verlaufe des Ureters folgt, der, wenn wir von der Niere ausgehen, zuerst an der Dorsalseite, dann aber an der Ventralseite jeder Vene vorbei zur Harnblase hinzieht, so zwar, dass er im Bereiche der Ausbiegung zwischen Hohlvene und Aorta zu liegen kommt. Die Genese des vorliegenden Falles ist somit eine

ganz einfache. Es ist zu einer Verbindung des selbständig entstehenden Hohlvenenabschnittes mit den Urnierenabschnitten der beiden hinteren Cardinalvenen gekommen, ohne dass die letzteren unter dem Einflusse der Anlage der bleibenden Nieren ihre Lage zum Ureter geändert hätten. Die Ausbiegung aber, welche die beiden hinteren Hohlvenen (Urnierenabschnitte der Cardinalvenen) an unserem Präparate zeigen, scheint mir nichts Anderes als ein weitergebildetes Überbleibsel jener Ausbiegung zu sein, welche die hinteren Cardinalvenen in ihrem Urnierenabschnitt durch das Andrängen der Anlage der bleibenden Niere während der Entwicklung erleiden. An der Stelle dieser Ausbiegung muss sich während der Entwicklung die Niere dorsal von dem Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvene vorbeigeschoben haben. Dadurch, dass die beiden hinteren Hohlvenen dorsal von der Aorta in der Gegend des 6. Lumbalarterienpaares mit einander in Verbindung getreten sind, kann dieser Fall allerdings nicht mehr rein zu den Fällen der ersten Gruppe gerechnet werden, da sich die beiden Hohlvenen zwar unter normalen Verhältnissen auch, aber erst in einem späteren Entwicklungsstadium, als es das ist, auf welchem sonst die Venen unseres Falles stehen geblieben sind, unter einander in Verbindung setzen.

Dass sich im Übrigen der normale Entwicklungsgang auch noch weiter vollziehen kann, trotzdem ein Glied desselben, nämlich die Umlagerung des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene gegenüber dem Ureter, vollständig ausgefallen ist, beweist ein Fall vom Menschen, der in Fig. 30 (Taf. XXIII) abgebildet ist[1]. An den Gefäßen selbst sieht man eigentlich nichts Abnormes, wenn man davon absieht, dass die V. cava inferior der Aorta nicht so innig anliegt wie sonst, und dass die V. renalis und die V. spermatica dextra etwas weiter caudalwärts in die Hohlvene münden, als dies sonst der Fall ist. Was einem geübten Auge jedoch sofort auffallen muss, ist das eigenthümliche Lageverhältnis des Ureters zur hinteren Hohlvene. Der Ureter lagert sich nämlich, von der Harnblase aufsteigend, zwischen Aorta und hintere Hohlvene, dringt dann zwischen den beiden Gefäßen dorsalwärts vor und kreuzt schließlich die dorsale Fläche der Hohlvene in schiefer Richtung, um an die rechte Niere zu gelangen, wo er, ins Nierenbecken übergehend, die normale Lage zu den Nierengefäßen aufweist. In diesem Falle ist es also, trotzdem eine Um-

[1] Dieser Fall betraf ein wenige Wochen altes männliches Kind und wurde von stud. med. G. Kapsamer im Wintersemester 1891—1892 aufgefunden.

lagerung des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene gegenüber dem Ureter nicht stattgefunden hat, doch zu einer Verbindung der Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen unter einander gekommen, was den Schwund des Urnierenabschnittes der linken hinteren Cardinalvene zwischen V. iliaca sinistra und Mündung der V. spermatica sinistra zur Folge hatte, und aus diesem Grunde ist dieser Fall unserer zweiten Gruppe von Varietäten zuzuzählen[1].

Eine weitere unserer ersten Gruppe zuzuzählende Varietät wäre in der Form möglich, welche wir beim Igel als das regelmäßige Verhalten gefunden haben, doch ist eine solche Varietät noch nie beobachtet worden, eben so wenig wie Varietäten, die durch sekundäre abnorme, dieses Stadium der Entwicklung als Ausgangspunkt nehmende Veränderungen erklärt werden könnten.

Verhältnismäßig häufig beobachtet sind Fälle von sogenannter doppelter hinterer Hohlvene in Formen, die nicht nur ein Zurückbleiben auf einem niederen Entwicklungszustand darstellen, sondern auch Verhältnisse, wie sie uns bei einigen Säugern entgegentreten, wiederholen. Die einfachste Form, in welcher uns die doppelte hintere Hohlvene entgegentritt, ist die, bei welcher eine Verbindung der beiden V. iliacae communes, die ohne Grenze in die beiden Hohlvenen übergehen, ventral von der A. sacralis media nicht besteht. Diese Form haben wir bei einer Reihe von Säugern vorgefunden, doch lässt sie sich der ersten Gruppe von Varietäten desshalb nicht ohne Weiteres zuzählen, weil beim Menschen im Stadium der gedoppelten hinteren Hohlvene stets schon eine Verbindung zwischen den beiden V. iliacae besteht, diese Verbindung also abnormerweise schon in einem früheren Stadium der Entwicklung nicht entwickelt sein durfte. Solche Fälle sind vom Menschen des öftern beschrieben worden und auch das Museum der beiden Wiener anatom. Institute bewahrt einen solchen Fall auf. Bei Säugern habe ich diese Varietät nur ein einziges Mal beim Meerschweinchen gesehen. In die erste Gruppe von Varietäten einzustellen sind dagegen die Formen, in welchen eine den normalen Verhältnissen beim Embryo entsprechende Verbindung zwischen den beiden V. iliacae besteht, dabei können die beiden Hohlvenen entweder gleich stark sein oder aber die linke der rechten an Kaliber nachstehen. Solche Fälle sind ebenfalls beob-

[1] Bei linksseitiger Doppelniere, wenn nämlich die rechte Nierenanlage nach links hin aufgestiegen ist und sich mit der linken Niere zu einem Körper verbunden hat, bleibt natürlich auch eine Verlagerung des Urnierenabschnittes der rechten hinteren Cardinalvene aus.

achtet worden und auch ich habe einige derartige Varietäten gesehen.

Das Stadium der gedoppelten hinteren Hohlvene bildet nun wieder den Ausgangspunkt für zahlreiche Variationsmöglichkeiten, die in die zweite Gruppe von Varietäten einzureihen sein werden und eine große Formenmannigfaltigkeit aufweisen. Eine der wichtigsten hierher zu zählenden Varietäten wäre die einer links von der Aorta aufsteigenden V. cava inferior, welche nach Aufnahme der V. renalis sinistra die Aorta unmittelbar caudal von der A. mesenterica superior an ihrer ventralen Fläche kreuzt, hierauf die V. renalis sinistra aufnimmt und an der normalen Stelle die Leber erreicht. Ich fand einen solchen Fall beim Kaninchen und einen zweiten bei der Katze. Aber auch beim Menschen ist diese Varietät beobachtet. Krause (l. c. pag. 417) citirt einen Fall und ich sah zwei derartige Fälle, von denen der eine in der Sammlung des Prager anatomischen Instituts aufbewahrt wird und den mir mein Freund Prof. C. Rabl freundlichst zur Ansicht überschickte, während der andere in der Handsammlung des Herrn Hofraths Prof. C. Toldt in Wien sich befindet. In allen diesen Fällen mündet die V. spermatica dextra in die V. renalis dextra, die V. spermatica sinistra aber in die links gelagerte Hohlvene. Zu erklären sind diese Fälle durch das abnorme Schwinden der rechten hinteren Hohlvene, während die linke das Übergewicht gewinnt, wobei eine gewisse Disposition durch den Verlauf und die Lage der Verbindung zwischen beiden V. iliacae vorausgesetzt werden muss[1].

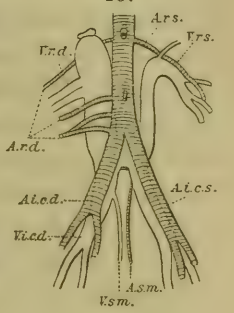
Abnorm gestaltete und gelagerte Verbindung zwischen V. iliacae oder den beiden Hohlvenen kommen bei doppelter hinterer Hohlvene häufig vor.

Zwei einander sehr ähnliche, ja fast gleiche Varietäten, welche, wie ich glaube, ebenfalls das Stadium der gedoppelten hinteren Hohlvene zum Ausgangspunkt genommen haben, möchte ich hier wegen ihrer Eigenart kurz mittheilen. Wenn sich nämlich aus irgend einem Grunde der quer vor der Aorta gelagerte Theil der linken hinteren Hohlvene, also der ursprüngliche linke Verbindungsast zwischen Hohlvene und Cardinalvene zurückbildet, nachdem die Verbindung zwischen den Beckenabschnitten der beiden Cardinalvenen ventral von der A.

[1] Denkt man sich beispielsweise in dem von Walter (70) Fig. 1 abgebildeten Falle die rechte hintere Hohlvene bis zur Mündung der V. spermatica dextra geschwunden, so erhält man ein gutes Bild dieser Varietät.

sacralis media schon entstanden ist und die beiden Nierenvenen schon entwickelt sind, dann wird das Blut aus der linken Nierenvene rückläufig durch die linke, jetzt außer Verbindung mit dem Hohlvenenstamme gesetzte Hohlvene in die V. iliaca communis sinistra resp. in den Verbindungsast zwischen den beiden V. iliacae communes abfließen. Es wird somit die linke hintere Hohlvene zur Fortsetzung der V. renalis sinistra, so wie dies nebenstehende Abbildung des einen von mir beobachteten Falles zeigt. Freilich lässt sich dieser Fall auch durch die Annahme erklären, dass sich die hintere Hohlvene nur mit der rechten hinteren Cardinalvene verbunden habe und die Ausbildung des linken Verbindungsastes vollständig ausgeblieben ist, doch halte ich die früher von mir gegebene Deutung für die bei Weitem wahrscheinlichere[1].

16.



Der zweite beobachtete Fall war nicht ganz so einfach. Die Nierenvene bog auch, wie in dem ersten Fall, an der Aorta angelangt, caudalwärts um und verlief der linken Seite der Aorta entlang caudalwärts, mündete jedoch nicht in die V. iliaca communis sinistra, sondern wendete sich zwischen 4. Lumbalarterienpaar und Abgangsstelle der A. sacralis media, die Aorta an ihrer Dorsalseite kreuzend, nach rechts und mündete in die normal gelagerte (rechte) hintere Hohlvene. Dort aber, wo sie auf die Dorsalseite der Aorta umbog, gab sie einen ziemlich starken Ast ab, der, caudal und lateralwärts verlaufend, sich in die V. iliaca communis sinistra dort einsenkte, wo von ihrer dorsalen Wand die V. lumbalis ascendens entsprang. Die V. iliaca communis war normal entwickelt und zeigte die normale Lage zur A. sacralis media, welch letzteres Gefäß den medialen Winkel der durch die V. iliaca communis mit den früher geschilderten Gefäßabschnitten abgeschlossenen Inselbildung passirte. Die V. spermaticae waren beiderseits von ihrer Mün-

[1] Der vorliegende Fall war weiter noch dadurch ausgezeichnet, dass rechts zwei Nierenvenen und vier Nierenarterien vorhanden waren. Von diesen vier Arterienzweigen entsprang einer an normaler Stelle, einer aus der Wurzel der A. iliaca communis, einer unmittelbar über der Theilungsstelle der Aorta und einer etwa $1^1/_2$ cm noch weiter kopfwärts aus dem Aortenstamme. Die beiden vierten Lumbalarterien bildeten mit der A. sacralis media einen gemeinsamen, nicht unbeträchtlich langen Stamm, der durch die Fortsetzung der V. iliaca communis sinistra kopfwärts eingebogen erschien.

dung (links in die V. renalis sinistra, rechts in die V. cava posterior) an doppelt. Eben so mündeten die V. suprarenales an normaler Stelle. Linkerseits ließ sich ferner von dem Knickungswinkel der V. renalis ausgehend eine an der Seite der Aorta, dorsal von der Nierenarterie vorbeiziehende Vene nachweisen, die, den Aortenschlitz passirend, die Wurzel der V. hemiazygos bildete. Ein ähnlich gelagertes Gefäß, welches die Wurzel der V. azygos bildete, war auch rechterseits vorhanden und wurzelte im Hohlvenenstamm in der Höhe der Mündung der V. renalis dextra. Die Erklärung dieses Falles gestaltet sich ähnlich, wie die des früher beschriebenen, nur mit dem Unterschied, dass die Entstehung einer abnormen, die Aorta zwischen Abgang des 4. Lumbalarterienstammes und der A. sacralis media kreuzenden Verbindung zwischen den beiden Hohlvenen, die später die Hauptmasse des Blutes aus der linken Hohlvene nach rechts hin beförderte, angenommen werden muss. Außerdem hatte sich eine abnorme collaterale Venenbahn zwischen V. cava posterior sinistra und Wurzel der V. iliaca communis sinistra entwickelt.

Dieser Fall bildet gewissermaßen den Übergang zu jenen Fällen, in welchen sich die linke Nierenvene entweder in schief absteigendem oder in rein querem Verlaufe, dorsal von der Aorta, zum Hohlvenenstamme begiebt. In diesen nicht allzu selten zur Beobachtung kommenden Fällen, die an den bei der Fledermaus beobachteten Befund erinnern, hat sich offenbar während der Entwicklung an irgend einer Stelle, außer der normalen Verbindung zwischen den beiden V. iliacae ventral von der A. sacralis media, dorsal von der Aorta eine abnorme Verbindung zwischen den beiden hinteren Hohlvenen hergestellt, die zur Folge hatte, dass zunächst der ventral von der Aorta gelegene Theil der linken hinteren Hohlvene, dann aber auch der zwischen der neuentstandenen Verbindung und der V. iliaca communis sinistra befindliche Abschnitt dieses Gefäßes schwindet[1]. Entwickelt sich die abnorme Verbindung dorsal von der Aorta in der Höhe der Einmündung der V. renalis sinistra, und bildet sich von der linken hinteren Hohlvene nur das zurück, was sich auch sonst unter normalen Verhältnissen zurückbildet, nicht aber auch der ventral von der Aorta gelegene Abschnitt, dann erhält die V. renalis

[1] Der letztere Gefäßabschnitt kann übrigens nur an Kaliber schwächer werden und dann ein dünnes, die abnorm verlaufende V. renalis mit der V. iliaca communis sinistra in Verbindung setzendes, an der Aorta entlang verlaufendes Gefäß darstellen, wie ich dies bei einem neugeborenen Kinde gesehen habe.

sinistra zwei Abzugskanäle, von denen der eine der abnormen Verbindung, der andere aber der normalen V. renalis (ursprünglich Endstück der V. cava posterior sinistra) entspricht, und die, da beide in die hintere Hohlvene münden, die Aorta inselförmig umgreifen. Einen derart zu erklärenden Fall habe ich im heurigen Frühjahre im Präparirsaale des ersten anatomischen Instituts aufgefunden und hat auch KRAUSE einen gleichen (l. c. pag. 418) in seiner Zusammenstellung erwähnt. Fälle, in denen die linke V. renalis die Aorta an ihrer Dorsalseite kreuzte, um in die hintere Hohlvene einzumünden, kamen in den letzten Jahren im Präparirsaal des ersten anatomischen Instituts zu wiederholten Malen zur Beobachtung. Dabei fand sich die Kreuzungsstelle in verschiedenen Höhen entweder zwischen 3. und 4. oder zwischen 2. und 3. oder gar zwischen 1. und 2. Lumbalarterienpaare. In dem oben erwähnten Falle von Inselbildung der V. renalis sinistra um die Aorta befand sich der dorsale Schenkel dieser Insel ebenfalls zwischen 1. und 2. Lumbalarterienpaare. Mit diesen wenigen hier aus meiner eigenen Erfahrung gegebenen Beispielen sind jedoch weder die bis jetzt bekannt gewordenen, noch auch die überhaupt möglichen Varietäten, die sich im Gebiete der hinteren Hohlvene und der uns hier interessirenden Äste dieses Gefäßes vorfinden können, erschöpft. Vielmehr wächst die Zahl der Varietäten dieses Gebietes geradezu ins Enorme, wenn wir auch noch die Lumbalvenen und die Kombination von Varietäten dieser Gefäße mit Hohlvenenvarietäten, sowie die wechselnden Verhältnisse, die sich bei der Verbindung der V. azygos und hemiazygos mit dem System der hinteren Hohlvene ergeben, berücksichtigen. Dass eine befriedigende Erklärung für viele dieser Varietäten, nach dem was wir bis jetzt über die Entwicklung des Venensystems beim Menschen wissen, nicht wird gegeben werden können, dürfte einleuchten.

Jedenfalls aber möchte ich davor warnen, aus der Untersuchung und Zusammenstellung von Varietäten Rückschlüsse auf die Richtigkeit oder Unrichtigkeit eines Entwicklungsschemas zu ziehen, oder gar aus dem Studium von Varietäten die Entwicklungsvorgänge selbst erschließen zu wollen. Lässt sich die Entwicklung einer Varietät aus dem, was wir über den normalen Entwicklungsgang wissen, nicht erklären, so lässt sich eben vorläufig nichts Anderes thun, als diese Thatsache zur Kenntnis zu nehmen. Zweifelsohne werden jedoch noch eine ganze Reihe von Varietäten verständlich werden, wenn die Art und Weise festgestellt sein wird, in welcher der caudale Theil der V. azygos und hemiazygos sich entwickelt, und wenn man genau

wissen wird, welche Strecke dieser Gefäße beim Menschen aus Resten der hinteren Cardinalvenen hervorgeht und welche Strecke sekundären Ursprungs ist[1].

Immerhin ist, wie ich gezeigt zu haben glaube, die Zahl der bedeutenderen Varietäten der hinteren Hohlvene, deren Zustandekommen sich aus dem normalen Entwicklungsgange verstehen lässt, eine ziemlich große.

Über die Ursachen aber, welche in den einzelnen Fällen den Anstoß zur Bildung von Varietäten gegeben haben, etwas Bestimmtes auszusagen, dazu fehlt es uns vorläufig noch an Erfahrung. Und dies gilt nicht bloß für die Varietäten im Gebiete der hinteren Hohlvene, sondern auch für die meisten Varietäten im Gebiete des Gefäßsystems überhaupt, doch steht zu erwarten, dass mit der genaueren Kenntnis des Entwicklungsganges auch Faktoren bekannt werden dürften, die im Stande sein werden, unter bestimmten Verhältnissen diesen Entwicklungsgang in abändernder Weise zu beeinflussen.

Litteraturverzeichnis.

1) G. Antonelli, Delle deviazioni et di una inversione parziale apparente della vena cava inferiore. Resoconto d. R. Acc. Med. Chir. Fas. IV. 1882.
2) —— Duplicita apparente della vena cava inferiore. Ebenda. Fas. III. 1882.
3) K. E. von Baer, Über das Gefäßsystem des Braunfisches. Nova acta Acad. Nat. curior. T. XVII.
4) Bardeleben, Über V. azygos, hemiazygos und coronaria cordis bei den Säugethieren. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1848.
5) P. Baumgarten, Über die Nabelvene des Menschen und ihre Bedeutung für die Cirkulationsstörung bei Lebercirrhose. Arbeiten aus dem pathologisch-anatomischen Institut zu Tübingen.
6) G. Born, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.
7) Breschet, Recherches anatomiques etc. sur le système veineux.
8) R. W. Burke, The vena azygos in cloven-footed animals. The journal of comparative Medicine. Vol. X. No. 3. 1889.
9) Burow, Gefäßsystem der Robbe. Müller's Archiv. 1838. pag. 230—258.
10) —— Archiv für Anatomie und Physiologie. 1838. pag. 44.

[1] Keinesfalls sind die Verbindungen der V. azygos und hemiazygos mit der V. cava posterior und der V. renalis sinistra, welche so häufig zu beiden Seiten der Aorta im Aortenschlitz gefunden werden, aus Theilen der hinteren Cardinalvene hervorgegangen, wie dies beispielsweise Robinson (65) anzunehmen scheint.

11) Carpentier et Bertaux, Anomalie des systèmes de la veine cave inferieure et des veines azygos, observée chez un homme adulte. Societé de biologie. T. V. No. 14. pag. 339—340.

12) —— Anomalie des systèmes de la veine cave inferieure et des veines azygos. Arch. de physiologie. No. 5. 1. Juillet 1888. pag. 79—89.

13) Giulio Chiarugi, Appunti da servire alla storia delle vene azygos dei Mammiferi. Atti Soc. Toscana Sc. N. Pisa Proc. Verb. Vol. V. pag. 187—194.

14) M. Duval, Apropos des veines ombilicales. Societé de biologie. No. 18. pag. 265.

15) H. Enders, Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über die formbildende Bedeutung des Blutgefäßapparates etc. I. Theil. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Darmes, des Darmgekröses und der Bauchspeicheldrüse. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XL. pag. 435—483.

16) Eustachius, Opuscula anatomica de vena sine pari.

17) H. Fol, Description d'un embryon humain d'un peus plus de trois semaines. Recueuil zool. Suisse. Tome I. No. 3. pag. 357.

18) —— L'anatomie d'un embryon humain d'un peus plus de trois semaines. Revue medicale de la suisse Romande IV année. No. 4. pag. 177—202.

19) W. Gruber, In Bildungshemmung begründetes etc. Virchow's Archiv. Bd. LXXXVI.

20) —— Über einen Fall von Einmündung der V. hemiazygos in das Atrium dextrum cordis beim Menschen. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1864. pag. 729.

21) —— Anatomische Notizen. Nr. VIII. Virchow's Archiv. Bd. LXXXI.

22) Gurlt, De venarum deformitatibus. Vratislaviae 1819. (Dissertation.)

23) A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke.

24) —— Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis). Hamburg und Leipzig 1890.

25) E. S. Hall, On a case of the occurrence of a persistent right posterior cardinal vein in the rabbit. Proceed. of the zoolog. society of London. 1890. Part III. pag. 577—579.

26) J. Henle, Handbuch der Gefäßlehre des Menschen. II. Aufl. 1876. W. Krause, Varietäten der Körpervenen.

27) W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. Heft 1 und 3 und Atlas.

28) F. Hochstetter, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.

29) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 1. Hühnchen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.

30) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 2. Reptilien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX.

31) —— Über die Entwicklung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII.

32) —— Über die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugethieren (vorläufige Mittheilung). Anatomischer Anzeiger. 1887.

33) —— Zur Morphologie der V. cava inferior. Anatomischer Anzeiger. 1888.

34) F. Hochstetter, Über den Einfluss der Entwicklung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen. Anatomischer Anzeiger. 1888. pag. 938.
35) —— Über das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anatomischer Anzeiger. 1888. pag. 965.
36) R. Howden, Case of double superior Vena cava with left-sided arrangement of the azygos veins. Journal of Anatom. and Phys. Vol. XXI. Part I. pag. 72—75.
37) J. Hyrtl, Chlamydophori truncati cum Dasypode gymnuro comparatum examen anatomicum. Denkschr. der k. Akademie der Wissenschaften. Bd. IX. Math.-phyl. Klasse. 1855. Wien.
38) J. Janosik, Zwei junge menschliche Embryonen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXX. pag. 559—595.
39) H. Kadyi, Über einige Abnormitäten des Gefäßsystems. Wiener medic. Jahrbücher. 1881. pag. 37—45.
40) L. Kerschner, Zur Morphologie der V. cava inferior. Anatom. Anzeiger. 1888. pag. 808.
41) —— Nochmals zur Morphologie der V. cava inferior. Anatom. Anzeiger. 1888. pag. 943.
42) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.
43) Kollmann, Abnormitäten im Bereiche der V. cava inferior. Anatomischer Anzeiger. VIII. Jahrgang. 1893.
44) W. Krause, Anatomie des Kaninchens. II. Aufl. Leipzig 1884.
45) Ch. B. Lokwood, Abstract of lectures on the development of the organs of circulations etc. British Medical Journal. No. 1423. 7. April 1888. pag. 731—735.
46) —— The early development of the Pericardium, Diaphragm and great veins. Philosophical Transactions of the Royal Ac. of London for the year 1888. Vol. 179. B. 1889. pag. 365—385.
47) Macalister, Text Book of Human Anatomy. London 1889.
48) J. Marshall, On the Development of the great anterior Veins in Man and Mammalia. Philosoph. Transactions. 1850.
49) Martin, Monatsschrift für Geburtskunde. 1862. XX.
50) J. F. Meckel, Ornithorhynchi paradoxi Descriptio anatomica.
51) H. Meckel, Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtsorgane der Wirbelthiere in ihrer normalen und abnormalen Entwicklung. Halle 1848.
52) G. Basil Morison, The arrangement of the azygos and superior intercostal veins in the Thorax. Journal of anat. and phys. Vol. XIII. Part III. pag. 346—349.
53) J. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. III. Gefäßsystem.
54) N. Nicolai, Zwei Fälle von partieller Verdoppelung der V. cava inferior. Dissertation. Kiel.
55) R. Paltauf. Ein Fall von Mangel des Ductus venosus Aranzii. Wiener klinische Wochenschrift. I. Nr. 7. pag. 165—167.
56) C. Physalix, Etude d'un Embryon humain de 10 millimètres. Archives de zoolog. expérimentales. 1888. No. 253. pag. 279—350.
57) —— Sur un mecanisme de transformation de la circulation veineuse chez l'embryon humain. Societé de biologie. No. 17. pag. 261—263.

58) C. Physalix, Mecanisme de certaines transformations dans la circulation veineuse de l'embryon humain. Verhandlungen des X. internationalen medicinischen Kongresses. Berlin 1890.
59) H. Rathke, Über die früheste Form und Entwicklung des Venensystems und der Lungen beim Schaf. Meckel's Archiv. 1830. pag. 63.
60) —— Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig 1832.
III. Untersuchungen über die Geschlechtswerkzeuge der Säugethiere.
61) —— Dritter Bericht über das naturwissenschaftliche Seminar etc. nebst einer Abhandlung über den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Königsberg 1838.
62) E. Ravn, Über die Richtung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethierembryonen. Biologisches Centralblatt. Bd. VII.
63) —— Om Dannelsen af Skillevaeggen mellem Bryst og Bughulen hos Patte dyrfostre. Kobenhaven 1888.
64) —— Über die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethierembryonen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat Abth. 1889. pag. 124—154.
65) Arthur Robinson, Abnormalities of the venous system and their relation to the Development of the veins. Studies in Anatomy from the anatomical Department of the Owens college. Vol. I. 1891. pag. 197.
66) E. Selenka, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Thiere: das Opossum. Wiesbaden 1887.
67) Guilielm. Carol. Stark, De venae azygos Natura vi atque munere. Leipzig.
68) Anton Stoss, Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Aus dem anatomischen Institut der Thierärztlichen Hochschule zu München. Inaugural-Dissertation. Leipzig 1892.
69) W. J. Walsham, Anatomical variations. Bartholmews hospital reports. Vol. XVI. pag. 88—100.
70) J. Walter, Über die partielle Verdoppelung der V. cava inferior. Beiträge zur Morphologie und Morphogenie. Herausgegeben von L. Gerlach. I. 1883. pag. 69—95.
71) Wertheimer, Sur le developpement du foie.
72) —— Recherches sur la veine ombilicale. Journal de l'anatomie et physiologie. No. 1. pag. 1—17.
73) Allen Thompson, Entwicklung des Gefäßsystems im Fötus der Wirbelthiere. Edinburgh New philosophical journal. Vol. IX. 1830.
74) Zander, R. und H. Stieda, Persistenz des Urnierentheiles der linken Cardinalvene. Anatomische Hefte. 1892.
75) Klaatsch, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanale der Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVIII. 1892.
76) R. Owen, On the Anatomie of Vertebrates. Vol. III. pag. 552.
77) Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1846.
78) J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. Bd. V.

Buchstabenerklärung.

A Aorta,
A.cr A. cruralis,
A.i A. ischiadica,
A.i.e A. iliaca externa,
A.i.i A. iliaca interna,
A.l A. lumbalis,
A.m.i A. mesenterica inferior,
A.m.s A. mesenterica superior,
A.o.m A. omphalo-mesenterica,
A.r A. renalis,
A.s.i A. spermatica interna,
A.s.m A. sacralis media (caudalis),
A.u(*d* und *s*) A. umbilicalis (dextra und sinistra),
(*B.A*) Beckenabschnitt,
C.A(*d* und *s*) (rechter und linker) Verbindungsast der hinteren Hohlvene mit den Cardinalvenen,
Ch.u Chorda umbilicalis,
D Darm,
D.C(*d* und *s*) Ductus Cuvieri (dexter et sinister),
D.ch Ductus choledochus,
D.V.A Ductus venosus Aranzii,
F.h.e Foramen hepato-entericum,
G.Bl Gallenblase,
Gl.s.r Glandula suprarenalis,
H.Bl Harnblase,
H.F Hohlvenenfalte,
H.G Hohlvenengekröse,
Ho Hode,
(*I*) Insel,
l.Pf.A linker Pfortaderast,
Lu Lunge,
L.V.u(*d* und *s*) Leberabschnitt der V. umbilicalis (dextra und sinistra),
l.H.A linker Hohlvenenast,
M Magen,
N Niere,
P.d dorsale Pankreasanlage,
P.v ventrale Pankreasanlage,
r cranialer Theil des hinteren Abschnittes der Cardinalvenen,
r.H.A rechter Hohlvenenast,
(*U.A*) Urnierenabschnitt,
U.G Urnierengang,
U.N Urniere,
Ur Ureter,
Ut Uterus,
U.V Urnierenvene,
V Verschmelzungsstelle der Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen,
V.c.p V. cava posterior,
V.c.p(*d* und *s*) V. cava posterior (dextra und sinistra),
V.ca.a(*d* und *s*) V. cardinalis anterior (dextra und sinistra),
V.ca.p(*d* und *s*) V. cardinalis posterior (dextra und sinistra),
V.l.t.(*a* und *p*) V. lumbalis transversa (anterior und posterior),
V.o.m(*d* und *s*) V. omphalo-mesenterica (dextra und sinistra),
V.o.m.R Ring der V. omphalo-mesentericae,
V.i.e V. iliaca externa,
V.i.i V. iliaca interna,
V.i.i.c V. iliaca interna communis,
V.i V. ischiadica,
V.r V. renalis,
V.s.i V. spermatica interna,
V.s.m V. sacralis media,
V.s.r(*d* und *s*) V. suprarenalis (dextra und sinistra),
V.u(*d* und *s*) V. umbilicalis (dextra und sinistra),
(*W.N*) Wundernetz,
X Theilungsstelle der hinteren Hohlvene,
(*V.S*) ventraler } Schenkel (der Car-
(*d.S*) dorsaler } dinalveneninsel),
Zw Zwerchfell.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI Fig. 1—9 und Fig. 13 und 15. Tafel XXII Fig. 10—12, Fig. 14, Fig. 16—23. Tafel XXIII Fig. 24—30.

Fig. 1. Querschnitt durch die Lebergegend eines 11 Tage alten Kaninchenembryo. Die Leberschläuche beginnen die beiden V. omphalo-mesentericae zu umwachsen.

Fig. 2. Querschnitt durch die Lebergegend eines 11 Tage 2 Stunden alten Kaninchenembryos. Lage der beiden V. omphalo-mesentericae und des Ductus venosus Aranzii.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von 11 Tagen und 2 Stunden caudalwärts von der Leber. Ringsinus der beiden V. omphalo-mesentericae um den Darm.

Fig. 4, 5 und 6. Querschnitte durch einen Kaninchenembryo vom 12. Tage. Fig. 4 die Lage der V. Aranzii und der V. omphalo-mesenterica, Fig. 5 die Verbindung der beiden Umbilicalvenen mit der V. omphalo-mesenterica dextra und Fig. 6 die Lage der beiden Umbilicalvenen beim Übertritt in die Leber darstellend.

Fig. 7. Querschnitt durch die Urnierengegend eines Kaninchenembryo vom Ende des 12. Tages. Lageverhältnis des selbständig entstehenden Hohlvenenabschnittes zur rechten Urniere.

Fig. 8. Querschnitt durch die Urnierengegend desselben Embryo, etwas weiter caudalwärts geführt als bei Fig. 7. Lage der beiden Wurzeläste der hinteren Hohlvene zur Urniere.

Fig. 9. Querschnitt durch die Urnierengegend eines Kaninchenembryo vom Beginne des 13. Tages. Verbindungsstelle der hinteren Hohlvene mit den beiden hinteren Cardinalvenen.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch einen Kaninchenembryo vom 13. Tage. Verbindung der hinteren Cardinalvene mit der hinteren Hohlvene.

Fig. 11, 12 und 13. Querschnitte durch die Beckengegend von 13, 14 und 15 Tage alten Kaninchenembryonen, die Entstehung der V. iliaca interna communis durch Verschmelzung der Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen zeigend.

Fig. 14. Querschnitt durch die Urnieren und deren Umgebung eines Kaninchenembryo von der zweiten Hälfte des 14. Tages, zur Darstellung der Lage der beiden Schenkel der Cardinalveneninsel zum Ureter.

Fig. 15. Querschnitt durch die Urniere und die angrenzenden Partien eines Kaninchenembryo vom 16. Tage.

Fig. 16. Frontalkonstruktion des Venensystems der Leber etc. eines 11 Tage 2 Stunden alten Kaninchenembryo. (Ringsinus der V. omphalo-mesentericae um den Darm.)

Fig. 17. Urniere, Nierenanlage, Aorta, hintere Cardinalvenen und Hohlvene eines Kaninchenembryo vom Ende des 12. Tages (nach einem Plattenmodell).

Fig. 18. Dieselben Organe und Gefäße eines Kaninchenembryo vom Anfange des 13. Tages (ebenfalls nach einem Plattenmodell).

Fig. 19. Urniere, Niere, Aorta und System der hinteren Hohlvene eines Kaninchenembryo von der Mitte des 14. Tages. (Nach einem Plattenmodell.) Cardinalveneninsel um den Ureter.

Fig. 20—23. Profilkonstruktionen des Urnierenabschnittes der rechten hinteren Cardinalvene und der hinteren Hohlvene, ihr Verhältnis zur Niere bei einem Kaninchenembryo vom 13. Tage (Fig. 20), vom Ende des 13. Tages (Fig. 21), von der Mitte des 14. Tages (Fig. 22)[1] und vom 15. Tage (Fig. 23) darstellend.

Fig. 24. Gefäße des Retroperitonealraumes von Erinaceus europaeus. ♀

Fig. 25. Gefäße des Retroperitonealraumes von Dasypus novemcinctus. ♂

Fig. 26. Gefäße des Retroperitonealraumes von Pteropus edulis. ♀

Fig. 27. Gefäß des Retroperitonealraumes von Echidna setosa.

Fig. 28. System der hinteren Hohlvene und Aorta von Ornithorhynchus paradoxus. Rückansicht.

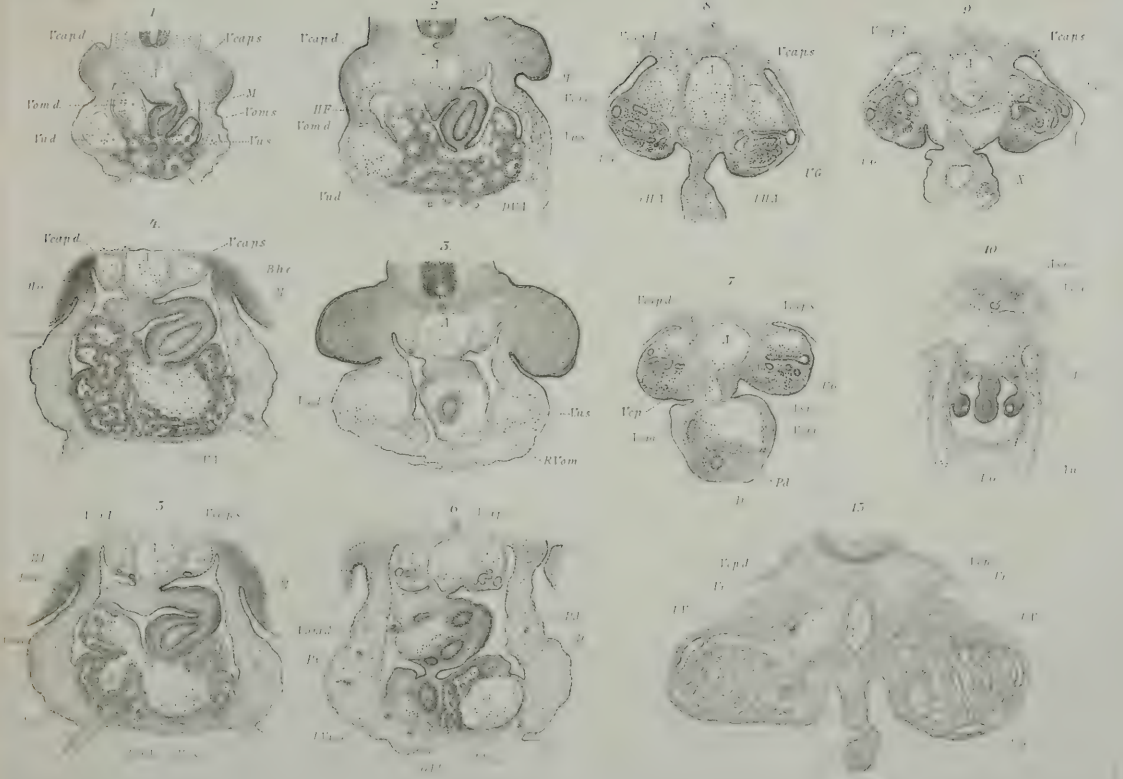
Fig. 29. System der hinteren Hohlvene einer halbwüchsigen Katze ♀ (Varietät).

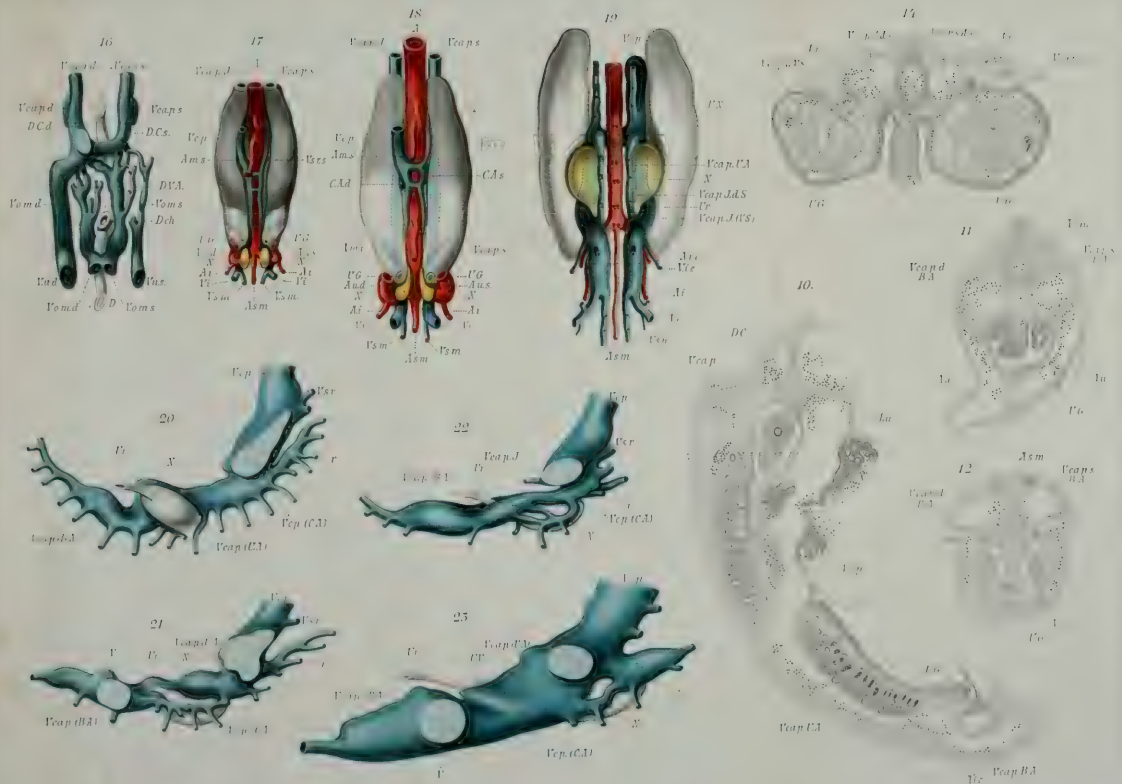
Fig. 30. System der hinteren Hohlvene eines wenige Wochen alten männlichen Kindes (Varietät).

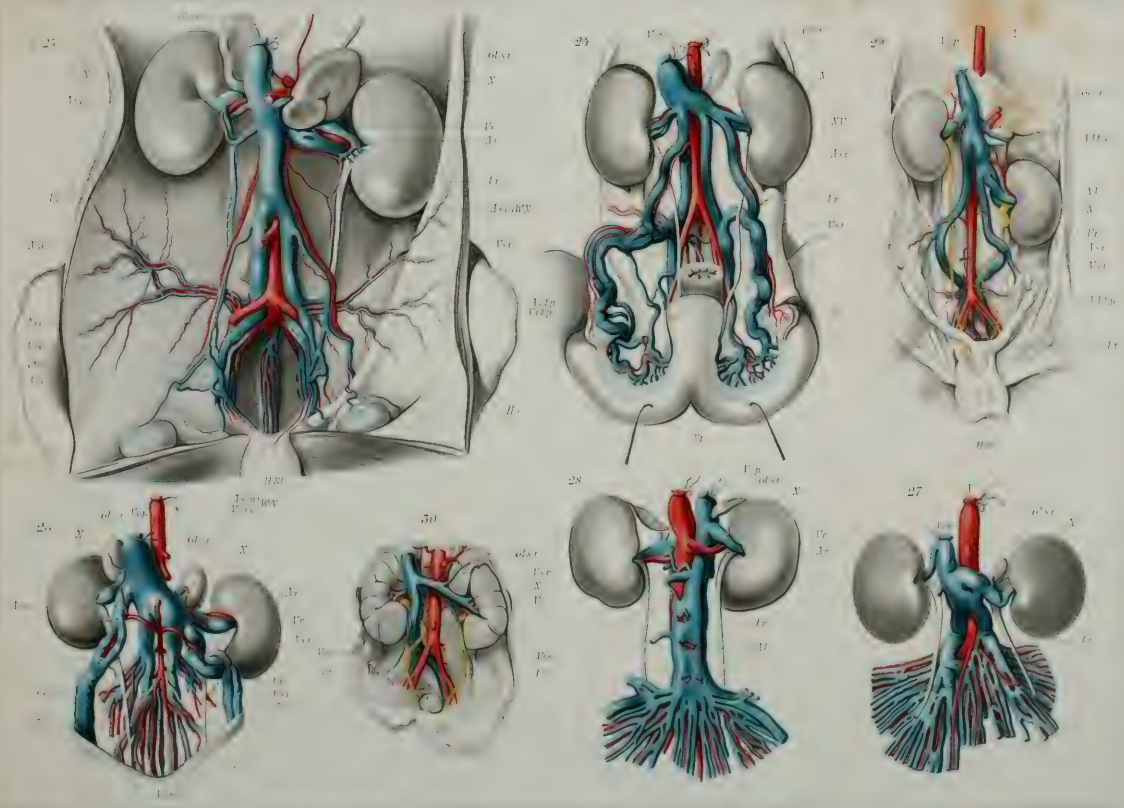
---

[1] Zur Herstellung dieser Profilkonstruktion wurde der Embryo der Fig. 19 verwendet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1
Vcap d
Vcaps
Vom d
M
Vom s
Vu d
Vu s
2
Vcap d
HF
Vom d
Vu d
8
Vcaps
UG
9
Vcaps
X
4
Vcap d
Vcaps
Bhc
3
Vu s
RVom
7
Vcap d
Vcaps
Vcp
Pd
10
5
6
15
Vcap d


16
Vcap.d
D.C.d
Vca.p.s
D.C.s.
DVA.
Vom d
Voms
Dch
Vud
Vus.
Vom.d
D
Vom s
17
Vca.p.d
Vca.p.s
Vcp
Ams
Vsr.s
UG
Ai
Vi
Vsm
Asm
18
Vcap.s
Vcp
Ams
CAd
CAs
UG
Au.d
Au.s.
X
Ai
Vsm
Asm
19
Vcap.UA
X
Vca.p.J.d.S
Vr
Vca.p.J.(VS)
Vie
Ai
Asm
20
Vcp
Vsr
X
Vcp (CA)
Vcap (UA)
22
Vcap.J
Vsr
Vcp (CA)
21
Vsr
X
Vcap (BA)
23
Vcap(UA)
Vcp.(CA)
14
UG
11
Vcap.d
BA
10.
DC
Vcap
12
Asm
Vcap.s
BA
Vcap UA
Vcap BA



Morphologisches jahrbuc
59
JUN 12 1964
BIN
ROSS H. E.
CURATOR
MAMMALOGY

AMNH LIBRARY
100130352